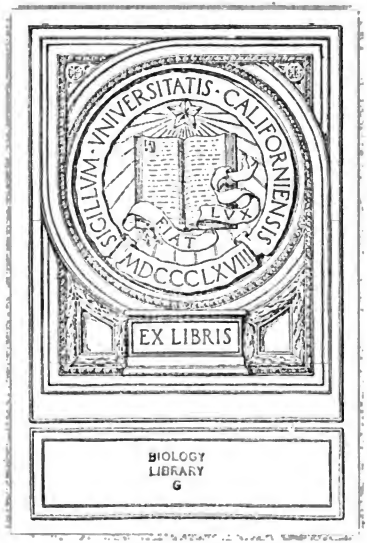
Grundlagen einer ökologischen tiergeographie

Friedrich Theodor Dahl



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

UNIV. OF CALIFORNIA

GRUNDLAGEN EINER ÖKOLOGISCHEN TIERGEOGRAPHIE

U. C.

VON

PROF. DR. FRIEDRICH DAHL

MIT 11 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 2 KARTEN

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1921

Digitized by Google

V. 1
BIOLOGY
LIBRARY
G

Alle Rechte vorbehalten.

Copyright 1921 by Gustav Fischer, Publisher, Jena.

Weimar. — Druck von R. Wagner Sohn.

Digitized by Google

Dem Begründer der biocönotischen
Forschung

Karl August Möbius

in dankbarer Erinnerung
gewidmet

51521.

Digitized by Google

Digitized by Google

Vorwort.

Die ersten Anfänge der Entstehung dieses Buches liegen weit zurück. Im Wintersemester 1894/95 las ich an der Universität Kiel über Tiergeographie und suchte dabei, abweichend von der rein formalen Richtung, welche besonders WALLACE zu Ehren gebracht hatte, die Lebensweise der Tiere mehr in den Vordergrund zu stellen. — Veranlassung zu dieser Abweichung waren die Erfahrungen, welche ich auf der Plankton-Expedition, in den verschiedenen von dieser Expedition in schneller Folge berührten Ländern gesammelt hatte. Der kurze Einblick in die Fauna, namentlich der verschiedenen, weit von einander entfernten Inseln des atlantischen Ozeans ergab, daß oft Vertreter völlig verschiedener Tiergruppen die gleiche Stellung im Haushalt der Natur einnehmen. Diese Erfahrungen mußten zu einer vergleichenden Ökologie anregen und ich habe denn auch die hier gewonnenen Gesichtspunkte bei meinen weiteren Reisen, erst in der Südsee und dann in den verschiedenen Teilen Deutschlands, nicht wieder aus dem Auge verloren.

Inzwischen ist in der Pflanzengeographie die ökologische Richtung, nachdem der dänische Forscher WARMING sie 1895 in die Wissenschaft eingeführt hat, zur allgemeinen Annahme gelangt, und man muß sich eigentlich wundern, daß die Tiergeographie noch immer im Rückstand geblieben ist. Ihre Erklärung findet diese eigenartige Erscheinung vielleicht darin, daß die Methodik des Botanikers für den Zoologen nicht ausreicht. Der Botaniker braucht eine Gegend nur zu durchwandern, um von dem Charakter der Flora einen ausreichenden Eindruck zu bekommen. Der Zoologe aber sieht bei einer solchen Wanderung wenig. Selbst von der Vogelwelt, den Schmetterlingen usw., welche bei Tage frei umherfliegen, bekommt er nur einen sehr mangelhaften Eindruck, weil sich jedes Tier seiner Beobachtung zu entziehen sucht. Die Methodik muß also eine völlig andere sein und mußte zunächst ausgebaut werden. Die Aufgabe, welche sich dem Forscher stellte, war keine leichte, und wer sich dieser schwierigen Aufgabe unterziehen wollte, mußte vor allem auf Nachsicht rechnen, da er sich vielfach auf das Spezialgebiet der Spezialisten begeben mußte. — Ich wage hiermit den Schritt, den Versuch einer ökologischen Tiergeographie zu veröffentlichen, ermuntert durch die freundliche Aufnahme, welche zwei Vorarbeiten, die „kurze Anleitung zum wissenschaftlichen Sammeln" (3. Aufl., Jena 1914) und meine „Anleitung zu zoologischen Beobachtungen" (Leipzig 1910) gefunden haben. Viele Forscher müssen noch auf diesem so jungfräulichen Gebiete der Wissenschaft arbeiten, bevor das Gebäude vollendet dastehen wird. Auch in Mitteleuropa ist, wie diese Schrift überall zeigen wird, noch viel, sehr viel zu tun. An den verschiedenen Punkten des Landes und in

Digitized by Google

den verschiedenen Tiergruppen muß gearbeitet werden. Die ökologische Tiergeographie ist nicht eine Wissenschaft, die am Studiertisch gefördert werden kann. Wer auf diesem Gebiet forschen will, der muß in die freie Natur hinausgehen, muß in seiner Heimat umherwandern, um die verschiedenen Geländearten aufzusuchen, muß auf ihnen beobachten und sammeln. Jeder, der Interesse hat, kann mitwirken; denn die Einarbeitung in eine kleine Spezialgruppe ist nicht schwierig. — Mein Appell richtet sich besonders an die Lehrer, die Ärzte, die Geistlichen usw., welche Interesse für unsere Tierwelt haben. Die Wissenschaft hat ihnen schon recht vieles zu verdanken. — Gerade in den jetzigen schweren Zeiten, welche Deutschland durchzukosten hat, sucht man gern eine nicht zu kostspielige Ablenkung, eine Erholung in der Wissenschaft. — Wenn ich hier auf möglichst engem Raum möglichst viel zu bringen mich bemüht habe, so dürfte das den augenblicklichen Verhältnissen angemessen sein und wird hoffentlich allgemein Billigung finden. Das Büchlein will nicht nur flüchtig gelesen, sondern eingehend studiert sein, weil es in den weitesten Kreisen zum Mituntersuchen und Weiterforschen anregen will.

Ich möchte hier die Gelegenheit nicht vorübergehen lassen, dem Herrn Verleger für sein freundliches Entgegenkommen und Interesse, das er dem Büchlein hat zuteil werden lassen, herzlichen Dank zu sagen. — Zu danken habe ich auch meiner Tochter Tenge, stud. rer. nat., die mich eifrig beim Korrekturlesen unterstützt hat.

Zum Schluß möchte ich besonders an die Herren Spezialisten die Bitte richten, mich auf Fehler, die sie in dem Buche finden, freundlichst aufmerksam machen zu wollen, wenn möglich, durch Hinweis auf Spezialliteratur, die mir entgangen ist.

Falkenhagen W. Post Seegefeld, Pfingsten 1921.

Fr. Dahl.

Digitized by Google

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Die Verteilung der Tierarten auf die Biotope und die Feststellung ihrer Häufigkeit 1

Die Tierarten an bestimmte Biotope gebunden (1). Der Nachweis durchs Experiment schwierig (2). Vergleich der Biotope und die Statistik (3). Häufigkeit nach Individuenzahl in quantitativen Fängen. Das Plankton (4). Tiere am Meeresboden. Aasfresser. Tiere an Pflanzen (5). An Sträuchern. Im Moos (6). Unter Laub, Anspülicht, Steinen, an Baumstämmen, in Häusern, Höhlen, frei am Boden (7). In Baumkronen. In Gewässern. Notwendige Dauer mechanischer Massenfänge (8). Wert des mechanischen Massenfanges (9). Weg der Untersuchung nach der Nahrung (10). Indirekte Methode (Fischeier, Mageninhalte usw.) (11).

II. Die ökologischen Faktoren 12

Das Medium (Wasser, Luft). Der Salzgehalt des Wassers (13). Das Gesetz vom ökologischen Minimum, Optimum und Maximum. Das Plankton. Der Auftrieb (14). Abyssalfauna. Brandung. Verschiedene Arten des Meeresbodens (15). Temperatur. Meeresströmungen (16). Gleichgewichtszustand im Stoffwechsel (17). Süßwasser (18). Vergängliche Gewässer. Landbiotope wechseln im engsten Raume (19). Hydrophilie, Hygrophilie und Atmophilie (20). Bodenfeuchtigkeit (21). Luftfeuchtigkeit. Küsten und Binnenland (22). Klimatische Faktoren. Lufttemperatur (23). Gebirgsfauna und arktische Fauna (24). Luftströmungen (25). Skotophilie, Skiophilie und Heliophilie als Stufen der Photophilie (26 f.). Bodenbeschaffenheit. Physikalische Eigenschaften. Sand (27). Moorboden. Sumpfboden (28). Steiniger Boden. Felsen. Horizontaler und abschüssiger Boden (29). Chemische Faktoren. Seesalz im Boden (30). Kalkboden (31). Das Pflanzenleben als ökologischer Faktor. Flechten (33). Pilze. Moos (34). Farne. Gräser (35). Nadelhölzer (36). Weidengewächse (37). Cupuliferen, Eiche usw. (38). Rosaceen (39). Gesetze der Phytophilie. Große und dichtwachsende Pflanzen reich an Spezialformen. Kleine Tiere mehr spezialisiert als große (40 f.). Übergang der Phytophilie in Saprophilie (42). Zoophilie. Gesetze des Parasitismus. Dauerparasiten der Wirbeltiere stark umgewandelt, Parasiten der Wirbellosen wenig umgewandelt (42). Blutsauger. Raubtiere (44). Nekrophagen. Koprophagen (45). Hausbewohner. Nestbewohner (46). Periodizität als Folge des Wechsels der Jahres- und Tageszeit (48). Wintertiere. Das Wetter als ökologischer Faktor (49).

III. Ausbreitungsmittel und Ausbreitungshindernisse 51

Ausbreitungshindernis und Ausbreitungsschranke (51). Ausbreitungsmittel. Verschleppung (52). Fließendes Wasser. Luftströmungen (53). Vogelzug. Wert der nichtfliegenden Landsäugetiere für tiergeographische Fragen (54). Geschwindigkeit der Ausbreitung (56).

IV. Die vergleichende Biocönotik 56

Die Bewohner eines Biotops bilden eine Biocönose (57). Biocönosen im engern und weitern Sinne (58). Stellung der einzelnen Tierarten

Digitized by Google

Seite

im Naturhaushalt. Vikariierende Typen (59). Ökologischer Vergleich einer tropischen Inselfauna mit einer gemäßigten Festlandfauna (60). Baumfruchtfressende Vögel der Tropen. Pollenfresser. Wechselnahrung als Anpassung an das gemäßigte Klima (61). Spinnenfresser (62). Biocönotische Lücken in Inselfaunen (Spechte, Körnerfresser usw.) (63) — Ameisenreichtum der Tropen; dafür Zurücktreten der Laufkäfer und Wolfspinnen (64). Abnahme der Artenzahl mit zunehmender Gebirgshöhe und vom Äquator nach den Polen hin (64). Zahl der Zootope in den Biotopen unter gleichen Verhältnissen konstant (65). Inseln mit Festlandcharakter und Inseln mit Inselcharakter. Zootope für Säugetiere (66). Afrika als dauerndes Festland der Tropen sehr formenreich (67). Südamerika etwas formenärmer durch Wechsel der Landverbindung (68). Spezialformen Südamerikas früher und jetzt (69). Sundainseln mit Festlandcharakter (70). Diskontinuierliches Vorkommen der Tapire (71). Neuholland mit sehr alter Inselfauna (72). Besiedelung vom Sundafestland aus. Die Südkontinententheorie (74). Die Reliktentheorie (76). Madagaskar mit alter Inselfauna (78). Noch ausgesprochenere Inselfaunen. Abnahme auch der Säugetiere gegen die Pole (79).

V. Die Verbreitung der Tierarten 81

Eine einheitliche Tiergeographie für alle Tiergruppen das Ziel der Forschung (81). Die Radnetzspinnen sehr weit verbreitet (82). Verbreitung der Arten nach der Lebensweise verschieden (84). Scharfe Verbreitungsgrenzen sind nicht vorhanden (85). Abgrenzung natürlicher Verbreitungsgebiete statistisch oder nach Leitformen (86).

VI. Entwicklungszentren und Ausbreitungsherde auf der Erde 88

Die Entstehung neuer Arten durch Selektion als passive Anpassung (88). Ringförmige Verbreitung durch wellenartige Ausbreitung entstanden (89). Sumatra und Südmalakka als Entwicklungszentrum (92). Nordostasien als erloschenes Entwicklungszentrum (93).

VII. Eine tiergeographische Einteilung der Erdoberfläche 95

Abgrenzung und Benennung der Tiergebiete (95). Bisherige Einteilungsversuche (97). Ungleichwertigkeit der 6 Wallace'schen Regionen (100). Ungleichwertigkeit der 3 Lydekker'schen Reiche. Einteilung der Landmassen auf der Erde in 4 annähernd gleichwertige tiergeographische Reiche (101). Einteilung der vier Reiche nach der Verbreitung der Säugetiere in 19 tiergeographische Provinzen (102). Einteilung der Ozeane in vier tiergeographische Reiche (105).

Register 107

Digitized by Google

I. Die Verteilung der Tierarten auf die Biotope und die Feststellung ihrer Häufigkeit.

Untersuchungen über die geographische Verbreitung der Tiere müssen, wenn sie zu einem befriedigenden Resultat führen sollen, mit ökologischen Untersuchungen, d. i. mit Untersuchungen über die Art ihres Vorkommens, eng Hand in Hand gehen; denn wenn das Fehlen einer Tierart in einer Gegend feststeht, muß man vor allen Dingen wissen, ob Orte, an denen dieselbe sich dauernd erhalten kann, Orte, welche ihren Bedürfnissen also in jeder Hinsicht entsprechen, in der Gegend vorhanden sind. Erst nachdem das Vorhandensein geeigneter „Biotope" in der Gegend sicher festgestellt ist, kann man der Frage nähertreten, wie es erdgeschichtlich zu erklären ist, daß die Tierart trotzdem in der Gegend fehlt, warum sie mit den ihr eigenen Ausbreitungsmitteln bisher noch nicht in die Gegend und an die für sie geeigneten Biotope gelangen konnte.

Ein Beispiel mag zeigen, wie sehr die ökologische Forschung ins Einzelne gehen muß, um den tiergeographischen Forderungen gerecht zu werden: Eine Radnetzspinne, *Aranea* (*Epeira*) *silvicultrix* ist bisher nur in Nordbayern und dann wieder im Norden Europas z. B. in Finnland, gefunden worden. Man konnte also geneigt sein, ihr Vorkommen in Bayern mit der Eiszeit in Beziehung zu bringen, sie für ein Eiszeitrelikt zu halten. Eine neuere sorgfältige ökologische Untersuchung hat nun ergeben, daß diese Spinne in dem Teichgebiet Nordbayerns weit verbreitet ist, dort aber nur auf sehr unfruchtbarem feuchten, aber nicht moorigen Boden und zwar an flechtenbewachsenen Krüppelkiefern vorkommt. Da derartige Krüppelkiefern innerhalb Deutschlands sonst nur auf (freilich ebenfalls sehr unfruchtbarem) dürren Dünensandgelände und auf Hochmooren vorkommen, so ist Nordbayern die einzige Gegend Deutschlands, in der diese Spinne ihre Lebensbedingungen erfüllt findet, kann also schon aus ökologischen Gründen an anderen Orten gar nicht vorkommen. Als Eiszeitrelikt kann sie ebensowenig gelten wie alle anderen von Deutschland bis zum Norden verbreiteten Tierarten. Eine gründliche ökologische Untersuchung wird vielleicht noch manches andere sogen. „Eiszeitrelikt" der Ebene als Truggebilde entlarven; ja, es ist nicht ausgeschlossen, daß einmal alle vermeintlichen Eiszeitüberbleibsel, soweit sie auf die Ebene beschränkt sind, aus der Literatur verschwinden werden. — Es gibt nur wenige Tierarten, die so spezielle Anforderungen an die Beschaffenheit ihres Wohnortes stellen wie *Ar. silvicultrix*. Man kann derartige Tiere, da sie nur an wenigen, meist auch eng umgrenzten Orten vorzukommen pflegen, „stenotop" nennen. Weniger beschränkt in ihrem Vorkommen ist, um bei den Radnetzspinnen

Digitized by Google

zu bleiben, *Aranea agalena* (*sturmii*). Sie lebt an den Zweigen üppig wachsender Kiefern und besonders auch auf Fichten und Wacholder. Nur insofern ist ihr Vorkommen beschränkt, als sie an Nadelhölzer gebunden ist. Sie kann deshalb nur in Gegenden vorkommen, in denen es Nadelhölzer gibt. Mit *Ar. silvicultrix* zusammen scheint sie nicht vorzukommen.— Noch allgemeiner ist das Vorkommen der bekannten Kreuzspinne, *Ar. diadema*. Sie ist an Laubhölzern genau ebenso allgemein zu Hause wie an Nadelhölzern; ja, auch an Felsen, altem Gemäuer usw. ist sie eine ganz gewöhnliche Erscheinung. Man kann Tiere, die an so verschiedenen Orten vorkommen, „eurytop" nennen. Völlig verfehlt wäre es, wenn man von ihnen sagen würde, sie seien „überall häufig" oder „überall gemein", wie das in manchen systematischen Büchern geschieht. An vielen Orten fehlt nämlich auch die gemeine Kreuzspinne gänzlich. So kommt sie in der Ebene und im Gebirge bis 1000 m Höhe im offenen Gelände gar nicht vor. An ihre Stelle tritt im baumfreien Gelände der Ebene *Ar. cornuta* oder (im unfruchtbaren Ödland warmer Lage) *Ar. acalypha*. An freistehenden höheren Sträuchern und buschigen Bäumen tritt *Ar. patagiata* an ihre Stelle, unter Brücken und in Wasserbauten *Ar. sclopetaria*. Sucht man nicht an den genannten Orten, so findet man die an sie gebundenen Arten höchstens in vereinzelten Stücken. An geeigneten Orten aber ist jede dieser Arten gemein, sogar die äußerst stenotope *Ar. silvicultrix*. Man sieht also, daß man die Ausdrücke stenotop und eurytop nicht etwa durch „selten" und „häufig" ersetzen darf, was bisher vielfach geschah. Man sieht weiter, daß selbst eine eurytope Tierart leicht in einer Gegend übersehen werden kann, namentlich wenn die Anforderungen, welche sie an die Beschaffenheit ihres Wohnortes stellt, nicht so klar zutage treten, wie in den hier genannten Fällen, und daß man dann leicht zu falschen tiergeographischen Resultaten gelangen kann. — Das hier gegebene Beispiel wurde einer Tiergruppe entnommen, deren Ökologie durch neuere Untersuchungen eingehend festgelegt ist. Genau ebenso, wie bei den Radnetzspinnen, sind die Arten aller andern Tiergruppen an ganz bestimmte Biotope gebunden. Von den allerwenigsten Tieren aber, selbst von denen der Heimat, kennt man die Art des Vorkommens hinreichend genau, um nicht bei tiergeographischen Untersuchungen oft fehlzugehen. — Wer also bei tiergeographischen Untersuchungen zu einem sicheren Resultat gelangen will, wird sich wohl dazu entschließen müssen, ökologische Untersuchungen mit den tiergeographischen zu verbinden oder ihnen vorausgehen zu lassen.

Wie aber sind die ökologischen Untersuchungen auszuführen? — Man könnte an das Experiment denken, könnte versuchen wollen, alle Tierarten an Biotope verschiedener Art zu verpflanzen und aus dem Erfolg einer derartigen Verpflanzung seine Schlüsse ziehen wollen. — In der Tat hat man Versuche dieser Art gemacht. So hat K. Möbius versucht, die Auster in die westliche Ostsee zu verpflanzen und sich überzeugt, daß sie unter den veränderten Lebensbedingungen sehr bald zugrunde geht. Man hat in diesem Falle den Mißerfolg besonders auf den geringeren Salzgehalt der Ostsee zurückgeführt und wohl mit Recht. Aber könnten nicht auch andere Faktoren hinzukommen? Selten wird man einen Ort in der Natur finden, dessen Eigenschaften nur in einer Hinsicht von denen eines

Digitized by Google

anderen abweichen. So ist, um bei dem gegebenen Beispiel zu bleiben, in der Ostsee nicht nur der Salzgehalt ein geringerer. Es fehlt auch der Wechsel von Ebbe und Flut mit den damit verbundenen Strömungen; die Bodenverhältnisse sind nicht die gleichen usw. Es ergibt sich also schon aus diesem Beispiel, wie schwierig es ist, aus einem in der Natur ausgeführten Experiment ein abschließendes Urteil zu gewinnen, ganz abgesehen von der Schwierigkeit seiner Ausführung. Ist der Erfolg zunächst ein positiver: pflanzt sich die Tierart in dem neuen Besiedelungsgebiet fort, so bleibt immer noch die Frage offen, ob die Art sich an dem neuen Ort d a u e r n d wird erhalten können, ob sie nicht etwa in einem Jahre mit etwas abweichenden Witterungsverhältnissen vollkommen wieder verschwinden wird. Das Resultat bleibt also bei derartigen Experimenten meist ein unsicheres. — Noch unsicherer wird es, wenn man mit Tieren in der Gefangenschaft experimentiert, um die Wirkung der einzelnen ökologischen Faktoren, die für das Vorkommen in der Natur maßgebend sein können, festzustellen, wenn man z. B. um festzustellen, welche Temperaturschwankungen eine Tierart verträgt, diese in der Gefangenschaft verschiedenen Temperaturen aussetzt. Schon die Gefangenschaft an sich ändert nämlich die Lebensbedingungen von Grund aus, so daß man immer im Unklaren bleiben wird, wie weit das sich ergebende Resultat auf die veränderte Temperatur zurückzuführen ist, wie weit das Experiment also für das Vorkommen in der Natur Gültigkeit besitzt.

Der einzig sichere Weg, die Faktoren, welche das Vorkommen einer Tierart in der Natur bedingen, festzustellen, bleibt der, die Eigenschaften der Biotope, an denen eine Tierart in der Natur in angemessener Zahl vorkommt, vergleichend genau zu erforschen; denn wo eine Tierart sich selbst angesiedelt hat, da dürfen wir im allgemeinen annehmen, daß sie ihre Lebensbedingungen für ein dauerndes Fortkommen erfüllt findet. — Freilich gibt es auch da Ausnahmen: durch Wind, Strömung, Verschleppung usw. kann eine Tierart an einen Ort gelangt sein, an dem sie zunächst unter günstigen Witterungsverhältnissen gut fortkommt, bis einmal abweichende Verhältnisse eintreten, unter denen sie vollkommen wieder verschwindet. — So ist der Schlangenstern *Ophioglypha albida*, in der Kieler Bucht oft recht häufig, um dann einmal wieder vollkommen zu verschwinden. — Worauf das gelegentliche Verschwinden des Schlangensterns in der Kieler Bucht beruht, mag dahingestellt sein. Da er niemals erheblich weiter in die Ostsee eindringt als bis Kiel, die Lebensbedingungen aber weiter nach dem Osten hin, abgesehen von der Abnahme des Salzgehaltes, annähernd die gleichen bleiben, mag bei ihm eine geringe Schwankung im Salzgehalt die Schwankung im Vorkommen bedingen. Wissen wir doch, daß besonders an den Verbreitungsgrenzen, an Orten also, die einer Tierart nur noch knapp das bietet, was sie verlangt, Schwankungen in der Häufigkeit, besonders oft einzutreten pflegen. — Abgesehen von derartigen Schwankungen namentlich an den Verbreitungsgrenzen wird uns das Vorkommen einer Tierart in der Natur fast immer einen sicheren Maßstab für diejenigen Faktoren geben, welche ein dauerndes Vorkommen der Art sichern.

Es fragt sich nun, wie wir von den vielen Eigenschaften, die jeder Ort besitzt, diejenigen herausfinden können, welche für das Vorkom-

Digitized by Google

men einer Tierart maßgebend sind. — Gesetzt, man findet in einem Walde am Boden eine Tierart. Der Boden ist humusreich oder sandig oder steinig. Er ist feucht oder trocken, stark oder weniger stark beschattet, bedeckt mit Laub oder mit Nadeln bestimmter Bäume und Sträucher, mehr oder weniger dicht bewachsen mit Kräutern oder Gräsern bestimmter Art oder mit Moos usw. — Welche von diesen vielen Eigenschaften des Bodens sind nun für das Vorkommen der betreffenden Tierart maßgebend, welche ist unbedingt erforderlich und welche ist gleichgültig? Darüber kann uns der eine Fund keine Klarheit schaffen. Wir müssen also versuchen, sie noch an weiteren Orten zu finden und dann müssen wir versuchen, das allen Fundorten Gemeinsame herauszufinden. Nur so können wir in einfachster Weise zum Ziel gelangen. Bei der Untersuchung kann uns die Häufigkeit der Tierart an den verschiedenen Orten des Vorkommens von sehr großem Nutzen sein; denn im allgemeinen dürfen wir annehmen, daß die Art da, wo sie besonders häufig ist, ihre Lebensbedingungen ganz besonders gut erfüllt findet und daß sie da, wo sie zur selben Jahreszeit nur in ganz vereinzelten Stücken gefunden wird, vielleicht nicht einmal dauernd fortexistieren kann. Können doch immer einzelne Stücke durch Verirren, durch Wind, fließendes Wasser oder durch andere Tiere weit von dem Orte ihres eigentlichen Vorkommens fortgeführt werden. Wir müssen also nicht nur an verschiedenen Orten nach der Art suchen, sondern wir müssen auch in irgendeiner Form eine Statistik einzuführen suchen. Natürlich kommt es bei dieser Statistik nicht auf ein Stück mehr oder weniger an, sondern nur darauf, daß wir, anstatt sie in unserem Fangverzeichnis als vereinzelt, selten, ziemlich häufig, häufig, gemein usw. zu bezeichnen, ein gewisses Maß für ihre Häufigkeit besitzen. Schwindet doch der unmittelbare Eindruck, den wir beim Sammeln von ihrer Häufigkeit bekommen, sehr bald aus unserem Gedächtnis, so daß wir z. B. bei dem Worte „häufig" später nicht mehr wissen, ob wir in einer Stunde fünf oder fünfzig Tiere gefunden haben.

Um zwei Biotope statistisch miteinander vergleichen zu können, muß man die Individuenzahl des Fanges an den beiden Orten entweder mit einem gemessenen Volumen oder mit einer gemessenen Bodenfläche oder mit einer gemessenen Fangzeit in Beziehung bringen, je nach der Fangmethode, die zur Anwendung gelangt. — Die vollkommenste Methode ist die Feststellung der Individuenzahl in einem Raum, dessen Volumen man kennt, da die Individuenzahl dann ein absolutes Maß der Häufigkeit darstellt. Natürlich wird man sich in keinem Falle darauf beschränken, nur eine Tierart für statistische Zwecke zu fangen, sondern mindestens alle Arten einer Tiergruppe oder alles erkennbare Getier des betreffenden Biotopes gleichzeitig fangen, weil man dann in einer gegebenen Zeit verhältnismäßig mehr leisten kann, als wenn man für jede Tierart den Fang wiederholt.

So hat Hensen die Zahl der in einem gemessenen Volumen Meerwasser vorkommenden unabhängig vom Boden lebenden Pflanzen und Tiere ohne oder mit geringer Eigenbewegung, des sogen. „Planktons", dadurch festzustellen gesucht, daß er ein von ihm konstruiertes Planktonnetz mit hinreichend großer Filtrierfläche und genau gemessener Öffnung aus einer gemessenen Tiefe senkrecht bis zur Oberfläche heraufzog und damit eine gemessene Wassersäule

Digitized by Google

filtrierte[1]). — Für Untersuchung des Süßwasserplanktons hat APSTEIN ein ähnliches kleineres Planktonnetz zum Handgebrauch konstruiert, das lediglich für tiergeographische Zwecke auch wohl im Meere genügen dürfte, wenn man gleichzeitig ein größeres, aber leicht gebautes und deshalb ebenfalls zum Handgebrauch geeignetes „Vertikalnetz" mit größerer Maschenweite in Anwendung bringt[1]).

Auf den Watten der Nordsee und in der Ostsee konnten bei niedrigem Wasserstande vergleichbare Fänge gewonnen werden, indem von einer gemessenen Fläche die obere Bodenschicht abgehoben und mit einem Haarsieb die Tiere unter Wasser aus der Masse ausgeschieden wurden[2]). Ebenso kann man im Gelände eine Bodenfläche von gemessener Größe tief umgraben, um nacheinander alle in den verschiedenen Bodenarten (im Walde, Grasland, auf Wiesen, Mooren usw.), vorkommenden Tierarten durch sorgfältiges Sammeln zu gewinnen. — Vom Meeresboden hat der dänische Biologe C. G. J. PETERSEN mittels eines von ihm konstruierten Apparates Bodenproben von gemessenem Volumen heraufholen können und die Zahl der in ihnen enthaltenen Tiere der Art nach zum Vergleich mit anderenorts gewonnenen Bodenproben festzustellen[3]).

Die wirbellosen Aasfresser kann man in (der Zahl nach) vergleichbaren Fängen gewinnen, wenn man ein Trinkglas an ökologisch verschiedenen Stellen bis zum Rande in den Boden einsenkt, eine kleine Wirbeltierleiche hineinlegt und eine Glasfliegenfalle darüber stellt[4]). Läßt man diesen Selbstfänger mit gleicher Tierleiche jedesmal die gleiche Zeit, etwa 2—3 Tage lang stehen, so müssen die Fänge die Häufigkeit der Tierarten vergleichbar zum Ausdruck bringen. Um die ökologischen Bedürfnisse der verschiedenen Aasfresserarten festzustellen, muß man nur die Beschaffenheit der Fangstelle jedesmal genau notieren, sowohl die Bodenbeschaffenheit selbst, als auch die Feuchtigkeit des Bodens, die Beschattung, den Pflanzenwuchs, das Wetter usw. — Mittels der gleichen Falle kann man Vergleichszahlen auch für Kotfresser, Fruchtfresser usw., die am Boden ihre Nahrung suchen, gewinnen.

Auch für alle anderen niederen Tiere kann man vergleichbare Zahlen gewinnen, wenn man mittels bestimmter Fanggeräte oder auch einfach mit der Hand sammelnd, unter genau notierten Lebensbedingungen eine genau notierte Zeit seine Fänge fortsetzt. So kann man mit einem geeigneten Schmetterlingsnetz[5]) an einem Orte, an dem eine Pflanzenart vorwaltet, von den Blättern dieser Pflanze alle Tiere einfangen, diese jedesmal, wenn sie hinreichend zahlreich im Netz sind, mittels einiger Tropfen Äther oder Chloroform betäuben, einen Teil der Falter jeder Art, besonders der Kleinschmetterlingsarten, zur Feststellung der Art auf feine Nadeln spießen und in eine Schachtel mit Korkboden bringen, alles andere Getier aber bis zum

[1]) **Die Fanggeräte und ihre Verwendung findet man in F. DAHL, Kurze Anleitung zum wissenschaftlichen Sammeln und zum Konservieren von Tieren (3. Aufl. Jena 1914) zusammengestellt. Hier können nur die wichtigsten genannt werden.**

[2]) **Untersuchung über die Tierwelt der Unterelbe in: Sechster Ber. d. Komm. z. wiss. Unters. d. deutsch. Meere, Heft 3, 1891, S. 149ff.**

[3]) **Report. Danish Biol. Stat. Bd. 20, 1911.**

[4]) **Vergleichende Untersuchungen über die Lebensweise wirbelloser Aasfresser in: S.-B. Akad. Wiss. Berlin 1896 II und F. DAHL, Anl. z. Sammeln S. 27.**

[5]) **F. DAHL, Anl. z. Sammeln S. 23.**

Digitized by Google

letzten, kleinsten noch sichtbaren in ein Glas mit Alkohol tun, die kleinsten, indem man sie mittels des Korks, an dem etwas Alkohol haftet, auftupft. — Auch von den Blüten einer Pflanzenart kann man, besonders da, wo diese zahlreich vorkommt, derartige vergleichbare Massenfänge mittels des Schmetterlingsnetzes gewinnen. — Sind die Pflanzen, die man abkätschen will, dornig, so daß das dünne Schmetterlingsnetz nicht anwendbar ist, so kann man anstatt dessen einen sogen. Streifsack[1]) aus festerem Stoff in gleicher Weise verwenden. — Mit dem Streifsack sollte man zum Vergleich stets auch während der Dunkelheit an den verschiedenen Stellen Fänge zu gewinnen suchen, da viele, bei Tage versteckt lebende Tierarten nachts auf Pflanzen ihrer Nahrung nachgehen. Der Vergleich der Tag- und Nachtfänge gewährt dann einen Einblick in die Lebensweise dieser Tiere.

Das nichtfliegende Getier am Gezweig der Sträucher und Bäume kann man in vergleichbarer Zahl gewinnen, indem man einen Regenschirm umgekehrt unter die Zweige schiebt und diese dann kräftig an den Stiel des Schirmes anschlägt oder, wenn man den Schirm schonen will, indem man mit einem Knittel kräftig auf die Zweige schlägt und alsdann alles Getier, welches sich in dem Schirm befindet, am Boden liegend in ein Glas mit Alkohol sammelt, die größeren Tiere einfach mit den Fingern die kleinen und kleinsten, wieder jedesmal bis zum letzten, durch Auftupfen mit dem feuchten Kork des Alkoholglases. Natürlich muß man die ganze Fangzeit, auch die des Aussammelns, notieren. — Mittels des umgekehrt aufgestellten Schirmes kann man an nicht zu feuchten Orten auch aus erdfreien Moospolstern des Bodens durch kräftiges Ausschütteln vergleichbare Fänge gewinnen. An sehr feuchten Stellen kann man Moosfänge stehend machen, indem man über einer sogen. Sammelscheibe[2]) Moos kräftig ausschüttelt. Für Moos und lockeres Genist kann man aber auch ein sogen. Käfersieb[3]) verwenden, die Masse der durch das Sieb fallenden Teilchen mit nach Hause nehmen und hier in einen Ausscheidungsapparat bringen, in welchem das Getier aus der Masse hervorkriechend in ein Glas mit Alkohol fällt[4]). Doch ist zu bemerken, daß beim Transport manche zarten Tiere sehr leiden und auch wohl von mitgefangenen Räubern gefressen werden oder absterben. Aus einem Teil der Masse wird man also auf jeden Fall die Tiere an Ort und Stelle mittels des Schirmes oder der Sammelscheibe gewinnen und den zweiten Teil des Fanges besonders aufheben mit Angabe der Zeit, die dazu verwendet wurde, da die Zeit des Aussiebens nicht als volle Sammelzeit gelten kann. — Einen Teil der Masse kann man übrigens auch bei allen mit dem Schirm gewonnenen Fängen in den genannten Ausscheidungsapparat bringen, damit die Tiere hervorkriechen oder ihn unausgesammelt in ein besonderes, größeres Glas mit Alkohol bringen. Nur muß man alles, was man mit den Fängen macht, sorgsamst notieren, damit die Werte vergleichbar bleiben. Man kann sogar einzelne besonders häufige Tierarten oder Artengruppen, soweit man sie sicher als solche erkennt, nur während der ersten Hälfte der Fangzeit sammeln, wenn man dies nur notiert und in geeigneter Weise

---

[1]) Ebenda.
[2]) Ebenda S. 24.
[3]) Ebenda S. 25.
[4]) Ebenda S. 28.

Digitized by Google

in Rechnung bringt. — Hervorzuheben ist noch, daß man viele Tiere, welche Pflanzen, Steinchen usw. gleichen, schwer findet, am besten noch lebend, sobald sie anfangen sich zu bewegen. Um von diesen Tieren, namentlich wenn sie sehr klein sind, richtige Zahlen zu bekommen, ist es besonders wichtig, einen Teil des Fanges in der angegebenen Weise von dem genannten Ausscheidungsapparat sortieren zu lassen.

Im abgefallenen Laub des Waldbodens und im Anspülicht am Rande der Gewässer kann man vergleichbare Fänge gewinnen, indem man sich am Boden hinlegt und die Pflanzenteile aufhebt, auseinanderschiebt und ausschüttelt und dabei alles, was sich bewegt oder sonst als Tier erkannt wird, in ein Glas mit Alkohol sammelt. Auch von diesen Orten kann man übrigens, wie oben angegeben, mittels des Käfersiebes Fänge gewinnen. Sehr wichtig ist es auch, zwischen niederen Pflanzen am Boden Fänge zu machen. Auch da sammelt man am besten liegend, indem man die Pflanzen auseinanderbiegt oder ausreißt und ausschüttelt, um dabei alles Lebende in Alkohol zu sammeln. Für den Fang an nassen Stellen muß man schon eine wasserdichte Unterlage und namentlich auch wasserdichte Bezüge für die Unterarme mit sich führen. — Unter Steinen sammelt man ebenfalls am besten liegend, weil man sonst namentlich das Kleingetier vielfach übersieht. Manches Getier findet man nach Umwenden eines Steines an dessen Unterseite, manches auch an der Stelle, wo der Stein gelegen hat.

An Baumstämmen sucht man, indem man lockere Rindenstücke abhebt und dabei genau darauf achtet, ob sich Tiere fallen lassen. Stets muß man auch frei am Stamme laufendes Getier suchen und beachten, daß manche Rindenbewohner der Rinde und den auf der Rinde wachsenden Flechten sehr ähnlich sind, und daß manche sich auch dadurch den Blicken des Sammlers zu entziehen suchen, daß sie schnell auf die andere Seite des Stammes laufen. Man muß also auch öfters schnell um den Stamm herumgehen, um auf der anderen Seite zu suchen, namentlich dann, wenn er nur dünn ist. — Ähnlich sucht man an Felsen und Gemäuer. Auch da muß man die Spalten gründlich untersuchen.

In Häusern sammelt man, indem man zunächst mit einem Haarbesen durch alle Winkel streicht, den Besen über einem umgekehrt aufgestellten gespannten Regenschirm ausschüttelt, und dann das Getier bei gutem Tageslicht aus dem Schirm aussammelt. Zugleich muß man, wo nötig, mit einem Licht, am Boden nach Kleingetier suchen und dabei alle beweglichen Gegenstände, die am Boden liegen oder stehen, zur Seite stellen. — Auch in Höhlen sammelt man am besten in dieser Weise.

Eine besondere Fangweise an dem nackten oder mit Pflanzen mehr oder weniger bewachsenen Boden besteht darin, daß man eine genau zu notierende Zeit umhergeht und mit der Hand, bzw. mit einem Streifsack alle Tiere einfängt, die man am Boden selbst oder auf niederen Pflanzen sitzend, kriechend oder in einer Umhüllung bemerkt, nebst Fraßstellen, Gallen usw. — In der gleichen Weise kann man von den Blättern der Bäume und Sträucher Fänge gewinnen.

Derartige Fänge mit der Hand muß man bei jedem Wetter, auch bei Regenwetter machen, da manche Tiere nur bei Regenwetter aus ihrem Versteck hervorkommen. — Auch nachts muß man, mit der

Digitized by Google

Laterne umhergehend, die größeren Tiere zu bekommen suchen. — Ebenso sollte man gelegentlich Bäume besteigen, um oben alles zu fangen, was man sieht. Viele Tiere leben nämlich nur in den Baumkronen, d. i. in bedeutender Höhe über dem Boden und diese sind zum Teil auch nicht einmal durch Umschlagen der Bäume zu bekommen, da alles, was fliegen kann, sofort wieder nach oben strebt.

Der Streifsack kann auch zum quantitativen Massenfang von Wassertieren Verwendung finden, wenn das exakt fangende Planktonnetz nicht verwendbar ist. So kann man mit dem Streifsack Wasserpflanzen abstreifen und alles Gefangene für eine quantitative Untersuchung in Alkohol bringen. Ebenso kann man das Getier in kleinen Wassertümpeln mittels eines Kätschers oder Streifsacks gewinnen. Wenn man die Zeit des Fangens notiert, so sind auch derartige Wassertierfänge vergleichbar. — Da die Tiere des Wassers zum Teil viel kleiner sind als Landtiere, wird man allerdings, um auch die kleineren Formen zu bekommen, eine sehr kleine Maschenweite für den Kätscher wählen müssen. — Im Geröll am Rande der Gewässer wird man durch Umwenden der im Wasser liegenden Steine und Einsammeln alles dessen, was sich an der Unterseite der Steine und was sich an der Stelle befindet, wo der Stein lag, brauchbare Fänge erhalten. — Im tieferen Wasser kann man das Schleppnetz[1]) verwenden und aus dem Inhalt, wenn dieser aus Pflanzen besteht, alle sichtbaren Tiere mittels einer Pinzette in Alkohol sammeln, die an den Pflanzen festsitzenden, indem man die Pflanzen auf einen Teller oder eine Glasschale mit Wasser bringt, da viele Tiere sonst schwer zu finden sind. — Ist der Fang auf Schlickgrund gemacht, so muß man mittels eines ins Wasser gehaltenen Haarsiebes die Tiere durch Schütteln von der Schlickmasse befreien, um sie dann mittels Pinzette aus dem Sieb zu sammeln. — Auch in dieser Weise kann man bei Angabe der Fangzeit Zahlen gewinnen, die zwar weniger genau sind als die mittels des Petersenschen Apparates gewonnenen, aber doch noch Vergleichswert besitzen.

Wie lange ein Fang fortzusetzen ist, um einen vergleichbaren Wert zu liefern, hängt davon ab, wie reich der Biotop an Tieren ist und in welcher Zahl man diese mittels des angewendeten Fanggeräts gewinnt. — So wird man bei Verwendung des Schmetterlingsnetzes zum Abstreifen von Pflanzen, bei Verwendung des Streifsackes zum Abstreifen von Wasserpflanzen und bei Verwendung des Schirmes zum Fange der nicht fliegenden am Laub der Bäume und Sträucher lebenden Tiere gewöhnlich schon in einer halben Stunde einen völlig ausreichenden Fang in Händen haben. Beim Fange im Moos, zwischen Pflanzen am Boden, unter Steinen und unter Rinde wird der Fang erst in etwa einer Stunde alle normal vorkommenden Tierarten in einer ausreichenden Zahl liefern. — Natürlich können auch Fänge von weit geringerer Dauer sehr wertvoll sein, wenn die Verhältnisse gebieten, sie schneller abzubrechen. Man muß sich immer nur zum Grundsatz machen, alles was man während der Fangzeit sieht, einzusammeln und die Sammelzeit genau zu notieren. So wird man an einer Stelle, an der nur wenige Steine liegen, das Umwenden derselben mitunter schon nach zehn Minuten abbrechen müssen.

---

[1]) Dahl, Kurze Anleitung usw. S. 18.

Digitized by Google

Es mag, um jedem Mißverständnis vorzubeugen, noch einmal ganz besonders betont werden, daß es sich bei ökologischen Untersuchungen lediglich um Vergleichswerte, nicht um absolute Werte handelt. Brauchbare Vergleichswerte liefern aber die mechanischen Massenfänge auf jeden Fall, wenn sie an Biotopen verschiedener Art eine hinreichende, gleichlange Zeit fortgesetzt werden. Etwa sechs Stufen der Häufigkeit lassen die halbstündigen oder einstündigen Massenfänge leicht unterscheiden. Tierarten, die sich in einem Fange nur in einem Stück finden, können durch Zufall an den Ort gelangt sein. Man kann dann von einem „vereinzelten" Vorkommen sprechen. Ist eine Tierart in 2—3 Individuen im Fange vorhanden, so ist der Zufall schon so gut wie ausgeschlossen. Immerhin wird die Tierart, wenn es sich um eine kleine Form handelt, ihre Lebensbedingungen nicht hinreichend erfüllt finden und man kann sie als „selten" bezeichnen. Sind 4—10, von größeren Arten 3—5 Individuen im Fange vorhanden, so kann man sie schon als „nicht selten" bezeichnen, bei 10—30 (bzw. 6—10) Individuen als „häufig", bei 30—100 (bzw. 10—30) Individuen als „sehr häufig" und bei noch größerer Individuenzahl als „gemein". — In dieser bestimmteren Form können die genannten Ausdrücke sehr wohl beibehalten werden, da sie dann für ökologische Untersuchungen verwendbar sind. Man sieht also, daß es auf ein Stück mehr oder weniger keineswegs ankommt. Nur in der bisherigen völlig unbestimmten Form sind derartige Ausdrücke ökologisch unbrauchbar und deshalb zu verwerfen.

Quantitativ gewonnene mechanische Massenfänge, wie sie hier vorgeschlagen sind, haben in fünffacher Hinsicht einen weit höheren Wert als Fänge, die in der bisher allgemein üblichen Weise mit Auswahl des Sammlers gewonnen werden: 1. Der Sammler, auch der Spezialist, ist nicht imstande, Tierarten, die einander sehr ähnlich sind, namentlich junge Tiere beim Sammeln zu unterscheiden. Er kann beim Sammeln also leicht Arten übersehen. Nur dadurch daß er alles einfängt, was er sieht, und auch die gemeinsten Arten während des Sammelns vollzählig mitnimmt und alles daheim genau untersucht, ist dieser Fehler auszuschalten. 2. Wenn der Spezialist, wie üblich, die gemeinsten, leichtkenntlichen Arten nicht mit einsammelt, kann er später unmöglich noch alle Orte im Gedächtnis haben, an denen er die gemeinen Arten gesehen hat und wo nicht. Er wird deshalb die ökologischen Bedingungen ihres Vorkommens nicht in zuverlässiger Weise feststellen können. 3. Der Sammler und Forscher kann durch den quantitativen Massenfang Individuenzahlen gewinnen, die in weitgehendem Maße vergleichbar sind und wird mittels dieser Zahlen die ökologischen Faktoren feststellen können, an welche die einzelnen Tierarten gebunden sind. 4. Vielfach wird der Forscher aus dem Größenverhältnis der jungen Tiere auch deren Entwicklungsdauer feststellen können. Kommen z. B. die jungen Tiere einer Art stets in zwei scharf unterscheidbaren Größenstufen vor, wie bei vielen Spinnenarten, *Anyphaena accentuata*, *Micrommata viridissima* usw., so ergibt sich daraus mit Sicherheit eine zweijährige Entwicklungsdauer im Naturleben. 5. Der Sammler zwingt sich, auch an einer Stelle, wo er zunächst keine Tiere seiner Gruppe findet, weiter zu suchen, um schließlich vielleicht einen zwar spärlichen, aber der Art nach sehr wertvollen Fang zu bekommen. Auch wenn

Digitized by Google

der Fang ganz negativ ausfällt, ist er ökologisch von größtem Interesse, da der Forscher dann sieht, daß unter den gegebenen Lebensbedingungen keine Tierart der Gruppe vorkommt. — Der große Wert der Methode des mechanischen Massenfanges ist also über jeden Zweifel erhaben.

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß der hier vertretenen Zählmethode bei ökologischen Untersuchungen gewisse Mängel anhaften. Sogar die exakteste Fangart der Hensenschen Planktonuntersuchung hat ihre Mängel. Sie bestehen darin, daß einerseits die beweglicheren Tiere dem Planktonnetz ausweichen und andererseits die kleinsten Planktontiere teilweise durch die Netzmaschen gehen. — Das Einsammeln der Tiere, obgleich es rein mechanisch geschieht, ist von der Beobachtungsgabe des Sammlers abhängig und dadurch sind Schwankungen gegeben. Sogar bei demselben Sammler kann das Resultat nach dessen augenblicklicher Disposition wechseln [1]), freilich hat die Erfahrung gelehrt, daß die Differenzen der Zahlen nicht so groß ausfallen, wie man wohl denkt [2]). — Die Werte, welche verschiedene Sammler beim quantitativen Massenfang gewinnen, sind jedenfalls auch für ökologische Schlüsse unendlich viel brauchbarer als Eindrücke, die, wenn sie durch verschiedene Beobachter notiert sind, nicht im geringsten vergleichbar sind; für tiergeographische Zwecke genügen die durch Zählung gewonnenen Werte jedenfalls vollkommen; das hat die Erfahrung gelehrt [3]).

Der Weg, der bei Untersuchung eines Geländes oder Gewässers zu dessen gründlicher ökologischer Erforschung einzuschlagen ist, ergibt sich besonders aus der Nahrung der Tiere. Ist die Nahrung eines Tieres oder einer Tiergruppe überall zu finden, so ist das Tier bzw. die Tiergruppe im allgemeinen gleichmäßig verbreitet und mit geringer Lokomotion begabt. Der Fang ist dann verhältnismäßig einfach. — Dahin gehören an erster Stelle die kleinen Tiere des Planktons, die sich von den durch die Bewegung des Wassers gleichmäßig im Wasser verteilten kleinen Planktonpflanzen nähren. Man kann sie als planktonophag bezeichnen. An zweiter Stelle gehören dahin alle Tiere, welche sich von zerfallenen Pflanzenteilen, (zumeist Detritus genannt) nähren. Man kann sie syrmatophage Tiere nennen. Sie leben entweder im Schlick am Boden der Gewässer oder auf dem Lande unmittelbar am Boden, zwischen niedern Pflanzen, Moos, abgefallenem Laub usw. Die kleinen Raubtiere, welche die kleinsten planktonophagen und syrmatophagen Tiere fressen, pflegen auch noch ebenso allgemein und gleichmäßig verbreitet zu sein wie ihre Nahrung. — Nicht so gleichmäßig über das Gelände verteilt sind die koprophagen Tiere, welche sich vom Kot der größeren Wirbeltiere nähren, weil ihre Nahrung nicht so gleichmäßig verbreitet ist. Sie sind, damit sie ihre Nahrung finden können, mit guten Geruchsorganen ausgestattet und werden am besten mit Köderfallen gefangen. Dasselbe gilt in noch höherem Maße für die Aasfresser oder nekrophagen Tiere. Tiere, welche die Leichen kleiner, wirbelloser Tiere fressen,

[1]) S.-B. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1902, S. 192.

[2]) Die Lycosiden oder Wolfspinnen Deutschlands in: Nova Acta, Halle 1908, Bd. 88, S. 186.

[3]) Es sei verwiesen auf die genannte Lycosiden-Arbeit und auf F. Dahl, Die Asseln Deutschlands, Jena 1916; ferner auf Mitt. a. d. zool. Mus. Berlin, Bd. 8, 1916, S. 149 ff. und S. 405 ff. und auf Zool. Anz. Bd. 50, 1919, S. 193 ff.

Digitized by Google

pflegen gleichmäßiger verteilt zu sein und können durch Sammelfänge zusammen mit den syrmatophagen Tieren gewonnen werden. — Die phytophagen Tiere, welche von den verschiedenen Teilen lebender Pflanzen leben, können mittels der oben angegebenen Methoden durch Fänge an den verschiedenen Teilen der verschiedenen Pflanzenarten gewonnen werden und die Parasiten der Tiere durch Absuchen der verschiedenen Teile lebender oder eben erlegter Tiere. Ebenso wird man Fänge unter der Rinde und im Holz toter Stämme durch einfaches Sammeln gewinnen.

Zum Nachweis der größeren Tiere einer Gegend, namentlich wenn diese dauernd versteckt oder hoch auf Bäumen, in deren Astlöchern usw. oder dauernd tief in der Erde leben und durch tiefes Umgraben des Bodens nicht erreichbar sind, ist man vielfach auf den günstigen Zufall angewiesen. Man sollte aber auch da über alle Funde sorgsamst statistische Aufzeichnungen machen. Regelmäßige Fänge von kleinen Wirbeltieren, großen Bodeninsekten usw. kann man besonders noch dadurch gewinnen, daß man tiefe Gruben und Gräben mit senkrechten Wänden in die Erde gräbt oder große Glashäfen bis zum Rande einsenkt und ev. mit Köder belegt. Besucht und leert man diese Gruben in regelmäßigen Intervallen, so wird man manche Bodentiere, auch größere, in vergleichbaren Zahlen bekommen. Für noch größere Säugetiere wird man Fallen verschiedener Art, Tellereisen usw. aufstellen und den Fang jedesmal notieren, doch hängt der Erfolg dabei sehr von der Geschicklichkeit des Sammlers ab. Die größten Säugetiere und die Vögel einer Gegend kann man nur, wenn man guter Schütze ist, mit der Flinte oder Büchse in der Hand gründlich erforschen, sollte aber dabei von allen Tieren, die man erlegt und nicht aufheben kann, den Artnamen feststellen und notieren. — Fische können nebst anderen Wassertieren mit dem Schleppnetz gefangen werden. Die meisten Fische werden freilich dem Schleppnetz ausweichen. Deshalb muß man zugleich Stellnetze und Reusen verwenden, die für manche Arten gute Werte liefern. Doch hängt das Ergebnis, wie beim Säugetierfang sehr von der Geschicklichkeit des Sammlers ab. Er wird deshalb stets auch die Statistik der Fischerei benutzen, oder wenn eine solche noch fehlt, sich mit den Fischern in Verbindung setzen.

In vielen Fällen kann man auch indirekt einen Eindruck von der Häufigkeit größerer Tierarten gewinnen. So hat Hensen aus der Zahl der Fischeier und der Jugendstadien im Plankton die Zahl derjenigen Fische berechnet, die ihre Eier freischwimmend absetzen. Man wird überhaupt in allen Fällen die freilebenden Jugendstadien größerer Tierarten studieren müssen, weil man diese oft noch am leichtesten in genügender Zahl fangen kann. — Sehr wertvoll kann auch die Untersuchung des Tiermageninhalts sein, namentlich allerdings von denjenigen Tieren, die ihre Nahrung nicht mittels ihrer Zähne zermalmen, wie die Säugetiere es tun. — Die sorgfältige Untersuchung der Vogelmageninhalte, (die man ganz in Alkohol aufhebt), ist schon deshalb von hohem Wert, weil sie uns über die Stellung der Vogelarten im Haushalt der Natur Aufschluß geben. — Auch bei Untersuchung der Mageninhalte muß man streng statistisch verfahren: Alles, was zu stark zerstört ist und deshalb nicht bestimmbar ist, muß man wenigstens als unbestimmbare Masse notieren und angeben, welchen Bruchteil des ganzen Mageninhaltes es ausmacht.

Digitized by Google

Vielfach kann auch die Beobachtung ohne Fang für größere Tiere wichtige Vergleichszahlen liefern: so kann man vorn auf einem fahrenden Schiffe sitzend alle Tiere, die man sieht, der Zahl nach notieren, Scharen schätzungsweise [1]). Natürlich wird man viele Tiere nur der Gruppe nach notieren können. Aber auch das kann von Wert sein, namentlich wenn sich später feststellen läßt, daß von der Gruppe nur eine Art in Frage kommen kann. — In einer Gegend, deren Vogelarten man genau kennt, kann man die Häufigkeit der Arten feststellen, indem man — z. B. in einem Walde von bestimmter Beschaffenheit — eine gemessene Zeit umherstreift, und alles was man sieht oder hört, notiert. Man gewinnt in dieser Weise viel bestimmtere Werte über die Häufigkeit der Arten, als wenn man später nach dem beim Besuch des Waldes gewonnenen allgemeinen Eindruck sein Urteil fällt, da derartige Eindrücke im Gedächtnis sehr wandelbar sind. — Auf die Häufigkeit der Säugetierarten wird man bisweilen nach dem Vorhandensein von Spuren und Losung gewisse Schlüsse machen können.

II. Die ökologischen Faktoren.

Nachdem im vorhergehenden Kapitel die verschiedenen Fang- und Beobachtungsweisen, die bei ökologischen Forschungen bisher zur Anwendung gelangten, kurz angegeben sind und auch auf die verschiedenen Biotope, an denen sie zur Anwendung gelangen können, kurz hingewiesen ist [2]), kann der angehende Forscher auf ökologisch-tiergeographischem Gebiet nun seine Untersuchung in Angriff nehmen. — Geht er ohne weitere Anweisung an die Arbeit, so wird er freilich bald die Erfahrung machen, daß er oft an scheinbar völlig gleichen Orten recht verschiedene Tiere findet und umgekehrt an scheinbar recht verschiedenen Orten fast die gleichen Tiere. Ja, er wird oft an demselben Orte beim zweiten Besuche eine Art, die er das erste Mal zahlreich fand, nicht wieder finden. — Diese scheinbaren Regellosigkeiten, aus denen frühere Forscher wohl die völlige Gesetzlosigkeit in der organischen Welt ableiteten, sind in erster Linie darauf zurückzuführen, daß der Anfänger auf ökologischem Gebiet die Faktoren, welche das Vorkommen der verschiedenen Tierarten bedingen, welche aber oft durch andere, für das Vorkommen der Tiere belanglose Eigenschaften der Biotope verschleiert werden, noch nicht erkannt hat. Er glaubt z. B. an genau demselben Orte zu suchen, macht aber seinen neuen Fang einige Schritte von dem früheren Fangort entfernt und ist, ohne es zu merken, in einen anderen Biotop, der dem ersten nur äußerlich ähnlich ist [3]), hineingekommen. Oft verschieben

[1]) Die Verbreitung der Tiere auf hoher See I u. II in: S.-B. d. Akad. d. Wiss., Berlin 1896, XXXII u. 1898 VI.

[2]) Vom sammeltechnischen Standpunkte aus sind die verschiedenen Biotope in F. Dahl, Kurze Anleitung zum wissenschaftlichen Sammeln und zum Konservieren von Tieren (3. Aufl. Jena 1914, S. 4 ff.) ausführlicher unterschieden und die verschiedenen Geräte, Fang- und Konservierungsmethoden eingehender besprochen.

[3]) So wurde gezeigt (Zool. Anz. 1919, Bd. 50, S. 205 f.), daß an einem Sumpfrande auf einem Streifen von kaum sechs m Breite drei Biotope streifenartig nebeneinander herlaufen können, von denen der mittlere *Trichoniscus pusillus*, der den andern Biotopen völlig fehlt, in großer Zahl beherbergt.

Digitized by Google

sich die Biotope auch etwas gegeneinander infolge anomaler Witterung. Ja, es kann sich bisweilen sogar in anomalen Jahren, infolge lange anhaltender Dürre oder Nässe oder infolge lange anhaltender starker Kälte, ein ganzer Biotop vorübergehend ändern. Doch sind das Ausnahmen von der Regel. Jedenfalls wird sich der Anfänger erst nach langem vergeblichen Tasten über das Wirken der Faktoren völlige Klarheit verschaffen können. — Damit nicht jeder mit dem mühevollen Tasten nach den für das Vorkommen der Tierarten maßgebenden Faktoren nutzlos Zeit verliere, seien im nachfolgenden die verschiedenen Faktoren, soweit sie durch ökologische Untersuchungen bereits erkannt sind, kurz zur Darstellung gebracht. — Sie werden gegeben werden in der Reihenfolge ihrer Bedeutung, welche sie für das Vorkommen der verschiedenen Tierformen besitzen.

An erster Stelle ist der Gegensatz des Mediums, der Gegensatz von Wasser und Luft hervorzuheben, der das Vorkommen total verschiedener Tierformen bedingt. Gibt es doch keine Tiergattung, ja, kaum eine Tierfamilie, welche zu gleicher Zeit echte Wassertiere und echte Landtiere, Tiere, die dauernd im Wasser oder dauernd außerhalb des Wassers leben, enthielte. — Die Ortsbewegung, die Atmung, die Sinnestätigkeit, alles vollzieht sich im Wasser anders als in der Luft und bedingt so große Verschiedenheiten im Bau des Tieres, daß Unterschiede von hoher systematischer Bedeutung die notwendige Folge des Vorkommens in dem einen oder anderen Medium sind. Der Gegensatz ist ein so großer, daß er in der Mehrzahl der Fälle jedem Laien sofort in die Augen fallen muß.

Für die Wasserfauna ist der Salzgehalt der wichtigste spezielle Faktor, weil er den schärfsten Gegensatz zutage treten läßt: die Meeresfauna[1]) steht in einem so scharfen Gegensatz zur Süßwasserfauna, daß wohl keine Tierart, ja, nicht einmal eine Tiergattung während des ganzen Lebens sowohl im Süßwasser als im Ozean vorkommt. Nur wenige Arten wechseln zwischen beiden. So geht der Aal zur Fortpflanzung ins Meer, der Lachs zur Fortpflanzung in die Flüsse und Bäche. — Man nennt die Meerestiere nach dem wichtigsten ökologischen Faktor, dem Salzgehalt, halophil. — Einen Übergang von der Meeresfauna zur Süßwasserfauna bildet die Fauna des Brackwassers, d. i. des Wassers mit geringerem Salzgehalt. Schon die westliche Ostsee bildet die erste Stufe eines brackigen Gewässers. Die Asselgattung *Idothea*[2]) zeigt uns sehr schön die verschiedenen Abstufungen der Halophilie: In der offenen Nordsee kommt die große *Idothea balthica tricuspidata* vor. In der westlichen Ostsee tritt *Idothea balthica balthica* an ihre Stelle und in den tieferen, salzarmen Meeresbuchten wird diese durch *Idothea viridis* ersetzt. Im Süßwasser endlich tritt *Asellus aquaticus* an die Stelle der Gattung *Idothea*. Sehr klar und zusammenhängend kommt besonders im unteren Lauf des Amazonenstroms der Übergang von der Meeresfauna zur Süßwasserfauna zum Ausdruck[3]). — Schon ein äußerst geringer Salzgehalt hat oft das Vorkommen einzelner halophiler Tierarten zur Folge. So dringen die Brackwasserformen oft weiter in die Flüsse ein als

[1]) J. Walther, Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft, Bd. 1, Jena 1893, S. 1—196, Bionomie des Meeres.

[2]) F. Dahl, Die Asseln Deutschlands, Jena 1916, S. 26f.

[3]) Die Copepodenfauna des unteren Amazonas in: Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br. 1894, Bd. 8, S. 10—23.

Digitized by Google

der Salzgehalt meßbar ist. KRAEPELIN fand in der früheren Hamburger Wasserleitung z. B. den *Gammarus locusta* der Unterelbe[1]). — Für jede Tierart gibt es in bezug auf den Salzgehalt ein Optimum, das für die verschiedenen Arten auf verschiedener Höhe zu liegen pflegt. Bei Abweichungen von diesem Optimum, nach oben wie nach unten, gelangt man an eine Stufe, die nicht überschritten werden darf, auch wenn alle anderen Faktoren günstig sind. Es ist das das Gesetz vom ökologischen Minimum, Optimum und Maximum, das, soweit es sich um das Minimum handelt, schon von LIEBIG erkannt und von WOLLNY verallgemeinert wurde[2]). Die Grenzen nach oben und unten sind bei den von MÖBIUS euryhalin genannten Tieren weiter, bei den stenohalin genannten Tieren enger.

Im Meere zeigt sich ein ganz besonders starker Gegensatz zwischen den frei schwimmend oder schwebend lebenden Tieren des Planktons und den am Boden lebenden Tieren. Der ökologische Faktor ist hier bei den Bodentieren in der Einwirkung fester Körper gegeben, die bei den Tieren des Planktons fortfällt. Man kann die Planktontiere als meteorophil bezeichnen im Gegensatz zu den stereophilen Bodentieren. Zarte Schwebe- und Schwimmvorrichtungen[3]) sind es besonders, welche die Tiere des Planktons in sehr auffallender Weise von den Bodentieren unterscheiden. Die meisten sind außerdem fast wasserhell, wie ihre Umgebung. Man kann zu den ökologischen Faktoren, denen das Plankton in allen seinen Eigenschaften seinen Ursprung verdankt, also auch die völlige Durchsichtigkeit des Mediums rechnen. — Dem Plankton nahe steht der sogenannte Auftrieb. Es ist das die Gesamtheit von Tieren (und Pflanzen), die an der Oberfläche des Wassers (meist treibend) lebt und besonders auch im offenen Ozean vorkommt. Die Tiere des ozeanischen Auftriebs zeichnen sich meist durch eine blaue Färbung der Oberseite und eine weiße bzw. silberglänzende Färbung der Unterseite aus, entsprechend der Farbe der Meeresoberfläche von oben und unten. Es gehören dahin, außer den fliegenden Fischen (*Exocoetus*), einige Schnecken (*Janthina*, *Glaucus*) und mehrere Krebse, Copepoden (*Pontella*) sowohl als Dekapoden (*Virbius acuminatus* und *Nautilograpsus minutus*). — In der Sargassosee, wo treibendes Sargassokraut in großen Massen vorkommt, sind die Auftriebtiere in diesem Kraut zu finden und sind dann, der Farbe des Sargassums entsprechend, bunt gefärbt. Da teilweise dieselben Arten (*Virbius a.* und *Nautilograpsus m.*) je nach dem Vorkommen eine derartig verschiedene Farbe besitzen, muß man nicht nur die Einwirkung der Luft, sondern auch die Farbe der Umgebung zu den ökologischen Faktoren rechnen.

Ein weiterer Gegensatz ist durch die verschiedenen Tiefen gegeben, in denen die Tiere leben, ein Gegensatz, der sich sowohl im Plankton als in der Bodenfauna geltend macht. Hier mag der Grad der Belichtung der wichtigste ökologische Faktor sein, wenn auch zugleich die Bewegung des Wassers und dessen Temperatur hinzukommt. Beides nimmt im allgemeinen mit der Tiefe ab. In großen

---

[1]) 6. Ber. d. Komm. z. wiss. Unters. d. d. Meere, Hft. 3, 1891, S. 168.
[2]) Vgl. K. BRANDT in: Wissensch. Meeresunter., N. F. Bd. 18, Abt. Kiel 1919, S. 231.
[3]) K. BRANDT in: Ergebn. d. Planktonexp., Bd. I, 1892, S. 338ff.

Digitized by Google

dunklen Tiefen treten Tastorgane immer mehr an die Stelle der Augen und überhaupt waltet der sparrige Körperbau vor. Man nennt die Tiefenfauna gewöhnlich Abyssalfauna und kann die Tiere derselben als abyssophil bezeichnen.

Die Bewegung des Wassers kommt als ökologischer Faktor ganz besonders am unmittelbaren Uferrande zum Ausdruck, und zwar in zweifacher Weise, einerseits in der Wellenbewegung, gegen die ein überaus kräftiger Bau und kräftige Klammer- bzw. Haftorgane entwickelt sind und andererseits in dem zeitweiligen Zurücktreten des Wassers bei den Gezeiten, gegen das die Tiere die Fähigkeit besitzen müssen, sich entweder in den weichen Boden bzw. unter Steine usw. zurückziehen zu können oder sich durch festen Abschluß gegen die Luft vor Verdunstung des Wassers und damit vor Austrocknen der Gewebe zu schützen. Man kann die Tiere der Brandung und überhaupt des Uferrandes als rhacheophil bezeichnen.

Für die am Meeresboden lebenden Tiere kommt dann vor allem die Beschaffenheit des Meeresgrundes in Betracht. Der Meeresboden kann sandig, steinig bzw. felsig, schlickig oder mit Pflanzen bewachsen und zwar auf weichem Boden mit Seegras, auf steinigem Boden mit Algen bewachsen sein und wird dieser verschiedenen Beschaffenheit entsprechend von durchweg verschiedenen Tieren bewohnt. Die psammophilen Bewohner des sandigen Meeresbodens besitzen, soweit sie sich nicht ganz in den Sandboden eingraben, durchweg die graue Farbe des Sandes (*Crangon, Gobius, Pleuronectes* usw.). — Die ilyophilen[1]) Bewohner des Schlickgrundes leben meist mehr oder weniger in den weichen Boden eingesenkt und nähren sich entweder von den feinen Bestandteilen desselben und zwar fressen sie diese teils in ihrer massigen Form (viele Würmer) teils fein zerteilt und im Bodenwasser suspendiert (Lamellibranchiaten usw.) oder sie leben als Räuber von den iliophagen Tieren (Fische, Schnecken, Krebse). — Die zosterophilen Bewohner der verschiedenen grünen Seegräser zeichnen sich meist durch mehr oder weniger grüne Farbentöne aus (*Leander adspersus, Mysis flexuosa* usw.), oft sogar durch schlanken, dem Seegras ähnlichen Körperbau (*Syngnathus, Nerophis, Spinachia*). Selten treten Meerestiere in Form und Farbe in scharfen Gegensatz zu ihrer Umgebung. Es gehört dahin z. B. ein in der Südsee weit verbreiteter täuschend seeschlangenähnlicher Fisch, *Ophichthys colubrinus*, der in den Seegrasbewachsenen Wasserlachen innerhalb des Korallenriffes sofort in die Augen fallen muß. Dieser Fisch wird aber von den Südseeinsulanern, die sonst alles irgendwie Eßbare dem Küstenwasser entnehmen, wegen seiner Schlangenähnlichkeit durchaus gemieden und ebenso wurde er im Magen eines Reihers, *Ardea sacra*, der bei niedrigem Wasserstande in den Seegraslachen fischt, nicht gefunden. — Die auf Stein- oder Felsgrund lebenden lithophilen Tiere sind teilweise den Steinen angewachsen und nähren sich dann vom Plankton und den im Wasser suspendierten zerfallenen feinen Pflanzenteilen. Teilweise sind sie mit fester Hülle versehen (Tunikaten, Lamellibranchier), teilweise mit Nesselorganen bewaffnet (Cnidarier). Manche der Bewohner auch dieser Biotope sind Teilen ihrer Umgebung, z. B. den auf Steinen

[1]) **Das Wort πηλός kommt besser in seiner eigentlichen Bedeutung „Ton" zur Verwendung.**

Digitized by Google

wachsenden Algen täuschend ähnlich (Pantopoden, *Caprella*) oder doch wegen ihrer unbestimmten Farbe schwer zu entdecken.

Die Biotope auf Stein- und Felsgrund sind oft auch ihrem biocönotischen Charakter nach verschieden. Je nach der Lage, der Tiefe und der allgemeinen Beschaffenheit des Meeresbodens treten bald Fucoideen, bald Florideen, bald Hydroidpolypen, bald Korallen, bald auch Muscheln (Miesmuschel, Auster) mehr in den Vordergrund und verleihen dem Biotop einen völlig verschiedenen Charakter. — Den Biotopen auf Stein- und Felsgrund gliedern sich auch die künstlichen Biotope an Mauern, Holzwerk, Schiffswänden usw. an und bei diesen treten deshalb dieselben ökologischen Faktoren in Tätigkeit.

Läßt man die für die Meeresfauna in Betracht kommenden ökologischen Faktoren nach ihrer ökologischen Bedeutung einander folgen, so ist erst hier die Temperatur zu nennen. Findet man doch selbst unter dem Äquator bisweilen Biotope mit sehr ähnlichen Bewohnern wie in der Nähe des Polarkreises. Tiergeographisch jedoch ist die Temperatur, auch in bezug auf das Meer, der allerwichtigste ökologische Faktor, da sich die Meerestemperatur mit ihren verhältnismäßig geringen Schwankungen vom Pol gegen den Äquator im allgemeinen äußerst regelmäßig und stetig abstuft, so daß sie oft über weite Meeresstrecken fast die gleiche bleibt. Tiergeographisch kommt die verschieden hohe Temperatur in den Tropenmeeren einerseits und in den Meeren der gemäßigten und kalten Zonen andererseits besonders in dem weit größeren Formenreichtum der Tropenmeere zum Ausdruck. Viele Tiergruppen treten im Tropenmeere neu hinzu, während nur wenige mehr zurücktreten. Der größere Formenreichtum der Tropenmeere kommt dadurch zustande, daß nicht nur die Differenzierung der Biotope, sondern auch die Differenzierung der Tierarten innerhalb der Biotope eine sehr viel weitergehende ist. Sehen wir die Gesamtfauna eines Meeres als eine Einheit höheren Grades an, so ist, physiologisch gesprochen, die Spezialisierung oder die Arbeitsteilung in den Tropen sehr viel weiter fortgeschritten als in den kälteren Zonen.

Die Regelmäßigkeit in der Temperaturabstufung vom Pol zum Äquator wird im Meer nur durch Strömungen mehr oder weniger unterbrochen, teils durch warme Strömungen, welche durch Landmassen in die Richtung auf den Pol abgelenkt sind, teils durch kalte Strömungen, welche nach dem Äquator abgelenkt sind.

Wir wenden uns damit den Meeresströmungen als ökologischem Faktor zu: — Durch die Drehung der Erde entstehen in allen drei Ozeanen nahe dem Äquator zwei Ost-Westströmungen, zwischen die sich als Ausgleich der Massenverlagerung eine schwächere in umgekehrter Richtung verlaufende Strömung einschiebt. Aus den ost-westlichen Äquatorialströmungen nehmen alle anderen Strömungen ihren Ursprung. Es ist klar, daß die stärksten Ablenkungen da zu suchen sind, wo sich die Hauptlandmassen befinden, also auf der nördlichen Hemisphäre. Besonders stark treten sie im atlantischen Ozean zutage, weil die atlantischen Küsten für die Ablenkungen eine besonders günstige Form besitzen. So kommt hier der bekannte Golfstrom zustande, dem die östlichen Teile der Nordatlantik und auch die Westküsten Nordeuropas ein so günstiges Klima verdanken, im Gegensatz zu den Ostküsten des nördlichen Nordamerikas, an denen der kalte Labradorstrom nach Süden vordringt. Seinen Ur-

Digitized by Google

sprung verdankt der mächtige Golfstrom dem südlich vom Äquator weit nach Osten vorragenden Winkel Südamerikas, der nicht nur den Nordäquatorialstrom, sondern auch einen bedeutenden Teil des Südäquatorialstromes auffängt und nach Norden ableitet. In den anderen Ozeanen werden die Südäquatorialströme nach Süden abgelenkt und zum Ausgleich der Wassermassen dringen kalte Ströme an den Westküsten von Amerika, Afrika und Neuholland nach Norden vor, die auf der Karte (II) als kleine Kältezungen zum Ausdruck kommen. — Handelte es sich in den bisher angedeuteten Fällen nur um eine Verlagerung der Biotope, so werden andererseits durch die Meeresströmungen vielfach auch Biotope besonderer Art geschaffen. Es kann das dadurch geschehen, daß Tiere, die normalerweise nahe der Oberfläche leben, in die Tiefe geführt und den Tiefenbewohnern beigemischt werden. So wurden auf der Planktonfahrt südöstlich von den Kapverden auf etwa 5° S und 20° W Arten der mit großen Augen versehenen und dementsprechend nur in den Oberflächenschichten vorkommenden Copepodengattung *Corycaeus* in Tiefen von über 1000 m gefangen[1]), woraus man schließen muß, daß an derartigen Stromablenkungsstellen sich Wirbel bilden können, welche Oberflächentiere in die Tiefe ziehen. Dasselbe kann geschehen, wenn eine Strömung auf eine andere stößt, wie an der Ostküste Nordamerikas der kalte Labradorstrom auf den warmen Floridastrom. Es können dann Tiere, die in dem ersteren nahe der Oberfläche leben, wie im vorliegenden Falle der Copepod *Calanus finmarchicus*, an weit getrennten Orten in der Tiefe gefunden werden. So fand die Plankton-Expedition diesen nordischen Copepoden auch in der Sargassosee auf 30—32° N und 59—38° W, aber dort nur in Tiefen von 650 bis 1500 m[2]). — Weiter gibt es Stellen im Ozean, an denen in Tiefen von mehr als 200 m überhaupt keine Planktontiere mehr vorkommen. Die Planktonexpedition fand eine solche Stelle auf 19,9° N 27,2° W. Es ist möglich, daß in solchen Fällen die Strömung Untiefen passierte, auf denen die Tiefenformen zugrunde gingen. Im vorliegenden Falle würden die Untiefen um die kanarischen Inseln in Frage kommen. Derartige Stellen scheinen nicht selten zu sein, da Agassiz sich durch seine Untersuchungen sogar zu dem Schluß berechtigt glaubte, daß es schon in Tiefen von einigen hundert Metern überhaupt keine pelagischen Tiere mehr gebe. — Noch in anderer Weise kann eine Meeresströmung als ökologischer Faktor wirken. So kann sie in flachen Meeresteilen und Meeresstraßen unmittelbar verändernd auf die Bodenfauna einwirken. Ferner können auch Strömungen gegenseitig aufeinander einwirken. Wie das Plankton der fast stromlosen Sargassosee zeigt, stellt sich im Tropenmeere, bei fast völliger Ruhe, unter Fortfall aller Schwankungen der ökologischen Faktoren, der Temperatur, des Salzgehalts, der Belichtung usw. schließlich ein Gleichgewichtszustand zwischen Pflanzen und Tieren her[3]). Da Pflanzen und Tiere im Hochseeplankton vollkommen aufeinander angewiesen sind, stellt dieses Plankton den Kreislauf im Stoffwechsel der Natur gleichsam im kleinen dar und es werden bei völliger Stromlosigkeit

[1]) M. Dahl, Die Corycaeinen in: Ergebn. d. Planktonexp., Bd. II, G. f. 1., 1912, S. 131 f.

[2]) Über die horizontale und vertikale Verbreitung der Copepoden im Ozean in: Verh. d. deutsch. zool. Ges. 1894, S. 65.

[3]) Das Leben im Ozean, in: Himmel und Erde, Bd. 25, 1912, S. 97—110.

Digitized by Google

durch die Tiere immer genau so viele Pflanzen vernichtet, daß sich das Plankton als Gesamtheit noch gerade dauernd erhält. Dem Forscher stellt sich dieser Gleichgewichtszustand als eine Armut an Individuen dar, trotz des bei der günstigen Temperatur hohen Vermehrungskoeffizienten. — Durch Meeresströmungen wird dieser Gleichgewichtszustand fortwährend gestört, indem verschiedenartige Strömungen miteinander in Berührung kommen. Es vermehrt sich bald diese, bald jene Organismengruppe stärker, als es der Kreislauf verlangt, und die Stromgebiete erscheinen uns deshalb planktonreicher. Im Plankton der gemäßigten und kalten Zonen wird eine noch bedeutendere Störung des Gleichgewichts durch den Wechsel der Jahreszeiten hervorgerufen, auch wenn die Meeresströmungen sehr gering sind, wie dies die Irmingersee des atlantischen Ozeans zeigt. — So erklärt sich also, wenigstens zum Teil, der verschiedene Planktonreichtum, den die Planktonexpedition in den verschiedenen Teilen des atlantischen Ozeans antraf, in einfachster Weise.

Es kommen aber noch andere Faktoren hinzu, welche, wie K. Brandt[1]) gezeigt hat, in dem verschiedenen Gehalt des Meerwassers an chemischen Nährstoffen, an Nitraten, Phosphorsäure, Kieselsäure usw. zu suchen sind, und damit ist uns die letzte Gruppe der ökologischen Faktoren im Meere zur Anschauung gebracht. — Schon geringe Beimengungen von kohlensaurem Kalk im Meerwasser scheinen z. B. Änderungen der Fauna zu bewirken; denn nur so läßt es sich erklären, daß eine Asselart, *Idothea cretaria*[2]) auf die Meeresteile neben stark kalkhaltigen Steilufern (Helgoland, Rügen usw.) beschränkt ist.

Fast dieselben Faktoren, welche im Meere eine verschiedene Fauna bedingen, kommen auch für das Tierleben im Süßwasser[3]) in Betracht. Nur einzelne fallen fort. Dafür treten neue hinzu. — Auch im Süßwasser besteht ein Hauptunterschied zwischen den Planktontieren und der Bodenfauna. Was die Temperatur anbetrifft, so steigt die mittlere Jahrestemperatur weniger regelmäßig vom Pol gegen den Äquator hin, sie schließt sich vielmehr dem Klima an, auf welches wir noch zurückkommen werden. Außerdem sind die Temperaturschwankungen im Süßwasser weit umfangreicher und wechselvoller als im Meere, so daß die Süßwasserbewohner alle eurytherm sein müssen. Wie gegen den Pol, so zeigen die Binnengewässer auch im Gebirge mit zunehmender Höhenlage eine niedrigere mittlere Jahrestemperatur, zu der der geringere Luftdruck vielleicht als weiterer Faktor hinzukommt. — Außerdem gibt es warme und heiße Quellen, die bisweilen eine besondere Fauna zeigen. Auch die Belichtung kann eine verschiedeneartigere sein als im Meere. Sie nimmt einerseits, wie im Meere, in der Tiefe ab und zwar meist viel stärker als im Meere. Andererseits tritt in der Beschattung, d. i. in dem mehr oder weniger vollständigen Abschluß der Sonnenbelichtung in Wäl-

[1]) Verwiesen sei hier nur auf eine neuere Arbeit von Brandt „Über den Stoffwechsel im Meere", 3. Abh. in: Wiss. Meeresunt., N. F. Bd. 18, Abt. Kiel, S. 185—429, in welcher man die weitere Literatur findet. Die Meeresforschung ist hier, wie auch durch die von Hensen eingeführte Statistik, wieder einmal vorangegangen. Man sollte auch bei Untersuchungen im Binnenlande das Substrat vergleichend chemisch untersuchen, je nachdem diese oder jene Pflanze im Naturleben vorwaltet.

[2]) F. Dahl, Die Isopoden Deutschlands, S. 27.

[3]) Vgl. R. Lauterborn, Süßwasserfauna, in: Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. IX, S. 861—920, Jena 1913.

Digitized by Google

dern und zwischen Felsen ein neuer Faktor hinzu. Die Beschattung kann in Brunnen, unterirdischen Kanälen und tiefen Höhlen in völlige Dunkelheit übergehen, und auch diese Kombination von Faktoren kann eine zum Teil andere Fauna bedingen. Die Bewegung der süßen Gewässer ist nicht nur in dem Wellenschlag größerer Seen gegeben, sondern vor allem auch für die rheophilen Tiere, in der Strömung verschiedenen Grades, die in den Quellbächen der höheren Gebirge und den Strömen der Ebene in verschiedenster Form zutage tritt. Die Bodenbeschaffenheit der Binnengewässer ist der des Meeres meist ähnlich. Der Boden kann sandig, steinig, felsig, schlickig, pflanzenfrei oder mit Pflanzen bewachsen sein. Hinzu kommt der Lehm- oder Tonboden mit beispielsweise dem Kammolch als typischem Bewohner. In Wäldern kann der Boden mit abgefallenem Laub bedeckt sein, um in dieser Schicht eine große Zahl typischer Bewohner zu bergen. Der Pflanzenwuchs des Süßwassers ist weit verschiedenartiger als der des Meeres, wenn auch die roten und braunen Algen fehlen. Eine verschiedene Fauna bedingen besonders die schwimmenden Pflanzen, die kleinblätterigen (*Lemna* usw.) und die großblätterigen (*Nymphaea* usw.); dann die senkrecht aus dem Wasser vorragenden Pflanzen (*Typha, Phragmites, Scirpus lacustris* usw.); ferner die feinblätterigen (*Cladophora, Chara, Hottonia* usw.) und alle Übergangsformen mit entsprechenden Übergangstierformen. — Eine wichtige ökologische Rolle spielen im Süßwasser auch die chemischen Faktoren. Wie im Meere der Salzgehalt, so ist hier in erster Linie der Gehalt an kohlensaurem Kalk zu nennen. Ferner ist bekannt, daß Abwässer mit reichlichen Stickstoffverbindungen eine fast durchweg abweichende Fauna besitzen und ebenso ist das Vorhandensein von Humussäuren in den verschiedenen Abstufungen von sehr großem Einfluß auf das Tierleben.

Einen Übergang zu den Landbiotopen bilden diejenigen Gewässer, welche zeitweise, besonders im Sommer oder in der trockenen Jahreszeit, austrocknen; mögen es nun größere Wasserlachen der Ebene oder Bäche im Gebirge verschiedener Höhe oder in der Ebene sein, und es gibt fast in allen Tiergruppen amphibiotisch lebende Formen, welche als Anpassung an derartige vergängliche Gewässer gelten können. Teils machen diese Tiere in den vergänglichen Gewässern ihre ersten Entwicklungsstadien durch, wie die Kröten (*Bufo*) und viele Insekten, teils vergraben sie sich, wenn die Gewässer austrocknen, in den Schlamm wie die Dipnoer, teils überdauern sie die trockene Jahreszeit in einem Dauerstadium, wie viele niedere Tiere bis zu den Krebsen, teils gehen sie auch (später) wirklich aufs Land, um sich unter einem Stein oder an einem anderen feuchten Ort zu verbergen, wie die Molche.

Wenden wir uns nun den für die Landbiotope geltenden Faktoren zu, so mag zunächst hervorgehoben werden, daß das, was oben allgemein von der scheinbaren Gesetzlosigkeit im Vorkommen der Tiere gesagt wurde, ganz besonders für die Landbiotope gilt. Die scheinbare Regellosigkeit hat einen dreifachen Grund: 1. sind die Biotope auf dem Lande weit mehr lokalisiert als im Wasser, 2. wechseln in dem dünneren Medium, der Luft, die ökologischen Faktoren in kurzer Zeit weit mehr als im Wasser und 3. ist die Zahl der ökologischen Faktoren auf dem Lande weit größer als im Wasser, so daß dieselben weit mehr ineinander eingreifen und die Untersuchung sich deshalb

Digitized by Google

weit verwickelter gestaltet. — Um zunächst die weitgehende Lokalisierung der Landbiotope klar zur Anschauung zu bringen, fassen wir das oben (S. 12 in der Anmerkung 3) schon kurz angedeutete Beispiel noch etwas näher ins Auge: auf der Grenze zwischen einem Sumpf und einem Walde wurden auf einem Landstreifen von etwa 6 m Breite drei Stundenfänge gemacht. Der erste Fang, der auf einem sumpfigen mit Wasser durchtränkten Boden gemacht wurde, enthielt an Asseln: 10 *Asellus aquaticus*, 18 *Ligidium hypnorum* und 1 *Porcellium conspersum*. Der zweite Fang, der auf einem schmalen Streifen feuchten, aber nicht nassen Humusbodens, durchschnittlich 1½—2 m vom nassen Sumpfrande entfernt, zwischen einzelnen Schilf- und Seggenhalmen am Fuß von *Cornus*-Sträuchern gemacht war, enthielt 11 *Ligidium hypnorum*, 23 *Trichoniscus pusillus* und 1 *Armadillidium zenckeri*. Ein dritter Fang, wieder 3—4 m weiter vom Sumpfrande entfernt, auf einem etwa ½ m höher gelegenen, wenig feuchten, sehr sandigen Humusboden im Laub der Waldbäume zwischen zerstreutem Gras und Anemonen gemacht, enthielt 10 *Porcellium conspersum*. Man sieht, daß in jedem der drei Fänge eine andere Asselart in größerer Zahl auftritt, und daß eine vierte, ebenfalls zahlreich auftretende Art, nur im ersten und zweiten Fange vorkommt. Um ein zufälliges Zusammenscharen kann es sich nicht handeln, da die Tiere auf einem langen, schmalen Streifen gesammelt wurden. Es kann also nur die ökologische Beschaffenheit der drei Streifen das eigenartige Zahlenverhältnis zur Folge gehabt haben. Welcher Art diese Faktoren sind, mag hier vorläufig dahingestellt sein. Soviel ist jedenfalls klar, daß ein Sammler die Verschiedenheit dieser schmalen Streifen leicht übersehen kann, und daß ihm dann das Vorkommen der Arten als regellos erscheinen muß.

Fassen wir jetzt die für die Landfauna maßgebenden Faktoren schärfer ins Auge, so läßt schon das gegebene Beispiel erkennen, daß auch für die Landfauna das Wasser in seinem verschiedenen Auftreten als Nässe und Feuchtigkeit einen sehr wichtigen ökologischen Faktor darstellt. In dreierlei Form kommt das Wasser zur Wirkung, als eigentliches Wasser, als Bodenfeuchtigkeit und als Luftfeuchtigkeit. Dementsprechend können wir hydrophile, hygrophile und atmophile Tiere unterscheiden. Von den in obigem Beispiel genannten Asseln kommt *Asellus aquaticus* im Wasser selbst vor und muß deshalb als ausgesprochen hydrophil bezeichnet werden. Die anderen Arten sind alle hygrophil in verschiedener Abstufung. Auch *Porcellinum conspersum* gehört zu den hygrophilen Tieren; denn auf dürrem Sandboden fehlt die Art vollkommen. Mit der Hygrophilie allein kommen wir aber nicht aus, wenn wir das Vorkommen dieser Arten verstehen wollen. In hohem Maße ist auch die Bodenbeschaffenheit und die Beschattung für ihr Vorkommen von Einfluß, zwei Faktoren, mit denen wir uns noch werden zu beschäftigen haben. — Als hydrophile Tiere können, abgesehen von den im Wasser lebenden Tieren, zunächst auch diejenigen Arten bezeichnet werden, welche dauernd oder fast dauernd unmittelbar auf der Oberfläche des Wassers leben. Es gehören dahin einige Wanzen (*Gerris*, *Velia* usw., im offenen Ozean *Halobates*), ferner einige Käfer (*Gyrinus*) in einem gewissen Grade auch einige Collembolen (*Podura aquatica*). Als hydrophil kann man auch die Tanzfliege (*Hilara maura*) bezeichnen, welche, um ihrem schlimmsten Feinde, der Schwalbe, zu

Digitized by Google

entgehen, ihren kreisenden Hochzeitsflug möglichst nahe über der Oberfläche des Wassers ausführt, besonders aber manche Wolfspinnen, welche, wie *Pirata piraticus*, nur neben freien Wasserflächen zu finden sind, um bei Gefahr sofort auf der Wasserfläche laufend Rettung zu suchen oder wie *Pirata piscatorius* und *Dolomedes fimbriatus* sogar an Halmen usw. ins Wasser hinabzusteigen. Manche Landtiere findet man nur deshalb neben freien Wasserflächen, weil ihre Larve entweder im Wasser oder an Wasserpflanzen lebt, wie die meisten Libellen, Phryganiden, Ephemeriden, Perliden, einige Neuropteren (*Sialis*), Schmetterlinge (*Nymphula* usw.) und Käfer (*Donacia* usw.). Wenn manche Tiere ausschließlich an fließenden Gewässern vorkommen, ohne daß ihre Larven im Wasser leben, so scheint für sie besonders die Bodenbeschaffenheit maßgebend zu sein (Beispiele: *Lycosa fluviatilis, wagleri* und *morosa* und *Pirata knorri*). Man kann also auch bei Landtieren von einer Rheophilie sprechen. Die Strömung wirkt hier aber in einer besonderen Art: Viele Tiere können sich an den Ufern stark fließender Gewässer nicht dauernd erhalten, weil diese bei starken Regengüssen und Schneeschmelze oft gewaltig anschwellen und dann alles, was nicht irgendwie durch Haftvorrichtungen usw. den Verhältnissen angepaßt ist, fortreißen. Die Folge ist, daß unter den so ungünstigen Verhältnissen die Konkurrenz beim Nahrungserwerb auf ein Minimum herabgedrückt wird und sich dadurch für die wenigen den Verhältnissen angepaßten, d. i. rheophilen Arten ein sehr bedeutender Vorteil ergibt. — Hygrophilie ist naturgemäß im Tierreich sehr allgemein verbreitet, da die Gewebe, um funktionsfähig zu sein, einer gewissen Feuchtigkeit bedürfen. Hygrophil sind besonders alle Tiere, welche in der Erde leben, wie z. B. die Regenwürmer und zahlreiche Insektenlarven; ferner die unter Steinen und im abgefallenen Laub der Wälder lebenden Tiere und die Bewohner dichter Moospolster, vor allem die Collembolen. — Der Grad der Hygrophilie kann ein recht verschiedener sein und für jede Tierart gibt es, wie bei anderen ökologischen Faktoren, ein Optimum. Ein besonders hohes Feuchtigkeitsbedürfnis haben die Sumpfbewohner. In Sümpfen kann man alle Übergangsstufen der Hygrophilie beobachten. Auch für die Gebirgsbewohner ist die Hygrophilie der wichtigste Faktor, da die unteren Teile der Gebirge sich in erster Linie durch die reichlicheren Niederschläge und die damit verbundenen größeren Bodenfeuchtigkeit von ähnlichen Geländearten der Ebene unterscheiden. Mit dieser Annahme steht in Einklang, daß manche Bergformen in den Küstenländern, mit ebenfalls reichlichen Niederschlägen, wiederkehren. So findet man in Schleswig-Holstein manche Tierarten, die sonst nur im Berglande vorkommen (Beispiel: *Coelotes athropos*). Wenn viele Tierarten nur auf sogen. schwerem Boden, nicht auf stark sandigen Bodenarten vorkommen (Beispiel: *Lycosa saccata*), so ist das ebenfalls in erster Linie auf das größere Feuchtigkeitsbedürfnis dieser Arten zurückzuführen. Weiß man doch, daß Sandboden nach einem Regen sehr viel schneller austrocknet als Lehmboden. Es gibt sogar Tiere, die ohne jemals in den Boden selbst einzudringen, nur auf sogen. naßgründigem Boden vorkommen (Beispiel: *Lycosa tarsalis*). — Viele hygrophile Tiere treten besonders bei Regenwetter in Tätigkeit und man könnte manche von ihnen fast hydrophil nennen. Es gehören dahin die Gehäuseschnecken, die ihr Gehäuse bei trockenem Wetter mit einer Haut verschließen,

Digitized by Google

die Salamander und Nacktschnecken, welche sich unter Steinen usw. verbergen. Manche erscheinen auch erst nach dem Regen, wie die große rote Tropenmilbe (*Trombidium tinctorium*). — Es ist klar, daß sich durch lange anhaltende nasse Witterung und durch lange anhaltende Dürre Biotope, bei denen die Bodenfeuchtigkeit eine wichtige Rolle spielt, gegen einander verschieben oder auch völlig ändern können. Im Laufe der Zeit wird sich aber der normale Zustand meist wieder herstellen. Es wird ein Dauerzustand eintreten, an dem der normale Wechsel des Wetters verhältnismäßig wenig ändert. Pflanzen und Tiere, die sehr wenig hygrophil sind, pflegt man wohl als xerophil zu bezeichnen. Sie sind im Gegensatz zu den hygrophileren Tieren gerade an sehr dürre Orte gebunden. Da bei uns sehr dürre Orte meist auch sehr warm und sonnig sind, könnte man zweifelhaft sein, ob die Trockenheit oder die höhere Temperatur der maßgebende Faktor ist. Allein es gibt dürre Orte, an denen die Temperatur schon im Laufe eines Tages äußerst starken Schwankungen unterworfen ist. Erinnert sei nur an die Wüsten, die ebenso wie unsere dürren Plätze von xerophilen Tierarten bewohnt werden. — Für die Xerophilie gilt dasselbe, was oben (S. 21) über die Rheophilie der Landtiere gesagt wurde. Auch hier handelt es sich um eine Anpassung an ungünstige Lebensbedingungen. Die angepaßten Tiere haben im Kampf ums Dasein den großen Vorteil, daß die Konkurrenz beim Nahrungserwerb sehr gering ist. — Die Anpassung kommt besonders in dem Vorhandensein einer sehr festen Körperhülle zum Ausdruck. So sind namentlich die xerophilen Käfer (Curculioniden usw.) sehr hartschalig. Aber auch die xerophilen Gehäuseschnecken, Hemipteren usw. besitzen gewöhnlich eine sehr dicke Schale oder Körperhülle.

Die Luftfeuchtigkeit ist scheinbar ein sehr geringfügiger ökologischer Faktor und doch ist sie für das Tierleben und die geographische Verbreitung der Tiere von äußerst hoher Bedeutung. Ein höherer Grad der Luftfeuchtigkeit gestattet es, wie die Erfahrung lehrt, den Tieren, sich viel freier zu bewegen. So kommt *Porcellio scaber*, eine sehr atmophile Assel an den Meeresküsten mit einem hohen Grad von Luftfeuchtigkeit auf trockenem Sandboden zahlreich vor, und wird sogar in dem Laubwerk niederer Sträucher zahlreich gefunden[1]), während diese Art im Binnenlande mit geringerer Luftfeuchtigkeit nur an feuchten Orten unter Steinen und Genist und in Kellern gefunden wird. — In diesem Falle zeigt sich recht deutlich, wie ein ökologischer Faktor auf die Verbreitung der Tiere einwirkt. Die Atmophilie kommt weniger dadurch zum Ausdruck, daß die atmophilen Tiere Orte mit höherer Luftfeuchtigkeit aufsuchen, wie der Ausdruck Atmophilie wohl vermuten lassen könnte, sondern dadurch, daß sich die Tiere an Orten mit höherer Luftfeuchtigkeit stärker vermehren und besser am Leben erhalten. So nur läßt sich die außerordentliche Häufigkeit von *Porcellio scaber* an den Meeresküsten erklären, nicht etwa durch Annahme einer Wanderung der Tiere nach den Küsten hin. — *Oniscus asellus*, ein ebenfalls sehr atmophiles Tier ist in den Buchenwäldern Holsteins unter Laub und Steinen gemein. In den Buchenwäldern der Provinz Brandenburg dagegen sucht man diese Art meist vergeblich. Da sie ein etwas höheres Wärmebedürf-

[1]) Zool. Anz. Bd. 50, 1919, S. 211.

Digitized by Google

nis hat als *Porcellio scaber*, kommt sie in Kellern nur dann vor, wenn diese nicht zu kühl sind. Besonders zahlreich aber findet man sie in den Warmhäusern der botanischen Gärten. Im Freien fehlt sie nach dem Osten hin von Berlin ab fast gänzlich. Nur einmal wurde sie bisher noch bei Ratibor zahlreich im Freien gefunden, aber unter ganz eigenartigen Verhältnissen, die das Gesagte nur bestätigen. Der dortige Fundort war eine tief im Getreideland von Ost nach West verlaufende Schlucht mit steilen Wänden, von einzelnen Bäumen und Sträuchern kaum beschattet. Der Ort hatte also tatsächlich etwas Kellerartiges. Die Luftfeuchtigkeit mag an den tieferen Stellen des Einschnitts wohl dauernd eine recht große und die Temperatur eine verhältnismäßig hohe sein. — Die Luftfeuchtigkeit ist im allgemeinen unabhängig von der Niederschlagmenge; was leicht übersehen wird. So ist in Ostholstein die Niederschlagmenge kaum größer als bei Berlin, während die Luftfeuchtigkeit sehr viel größer ist. Überhaupt nimmt der Feuchtigkeitsgehalt der Luft in Europa vom atlantischen Ozean nach dem Osten hin im Mittelwert allmählich ab. In Südwestdeutschland ist sie größer als in Südostdeutschland. In Südwestdeutschland kommt *Oniscus asellus* ebenfalls noch häufig im Freien vor und zwar wurde er am Südhange des Schwarzwaldes noch 800 m hoch gefunden. Ebenso wurde der atmophile *Porcellio lugubris* in den westlichen Alpen in bedeutenden Höhen gefunden, während er den östlichen Alpen fehlt, auch an Orten mit sehr reichlichen Niederschlägen, ein weiterer Beweis dafür, daß man die Niederschlagmenge und die Luftfeuchtigkeit als ökologische Faktoren scharf unterscheiden muß.

Um zunächst bei den klimatischen Faktoren zu bleiben, wenden wir uns jetzt der Temperatur als ökologischem Faktor zu. Wie die Luftfeuchtigkeit, so ist auch die Lufttemperatur von tiergeographisch außerordentlich hoher Bedeutung. Man begreift das zunächst kaum, weil Schwankungen der Lufttemperatur und zwar teilweise recht bedeutende Schwankungen, oft innerhalb eines Tages an demselben Orte vorkommen. Wie ist es da möglich, fragt man sich, daß Unterschiede von einem oder wenigen Graden in der mittleren Jahrestemperatur für das Vorkommen einzelner stenothermer Tierarten den Ausschlag geben können. Man begreift überhaupt als Anfänger auf ökologischem Gebiet gar nicht, mit wie geringfügigen Differenzen die Natur arbeitet und mancher, der die ökologischen Tatsachen nicht hinreichend übersieht, steht deshalb auch der Selektionslehre Darwins ablehnend gegenüber. — Noch von einem zweiten Vorurteil muß sich der Anfänger erst mühsam freimachen, von der Ansicht nämlich, als ob diejenigen Wärmegrade, bei denen der Mensch sich am wohlsten fühlt, alles Tierleben am günstigsten beeinflussen müßten. Es ist dies anthropomorphistisch gedacht und wie die Erfahrung uns täglich lehrt, falsch. Mehr noch als für den Menschen gibt es für jede Tierart ein Optimum der Temperatur, bei dem sie am besten gedeiht, und dieses Optimum liegt für die verschiedenen Tierarten auf sehr verschiedener Höhe. Der Mensch gehört zu den eurythermsten Lebewesen. Er ist noch eurythermer als der Tiger, der gewöhnlich als Beispiel eines sehr eurythermen Tieres genannt wird. Den meisten Tierarten sind gerade in bezug auf die Temperatur sehr enge Verbreitungsgrenzen gezogen. In den verschiedenen Zonen der Erde sind, der verschiedenen mittleren Jahres-

Digitized by Google

temperatur entsprechend, die sonst gleichen Biotope von verschiedenen, oft nahe verwandten Tierarten mit verschieden hohem Temperaturoptimum bewohnt. Daß sicher die verschieden hohe Temperatur der maßgebende Faktor ist, erkennt man besser als bei den Landtieren, bei den Tieren des Meeresplanktons (S. 16), da trotz der warmen Meeresströmungen vom Äquator nach den Polen hin und der kalten Strömungen von den Polen nach dem Äquator hin, die Verbreitungsgrenzen für die Arten immer annähernd dieselben bleiben. Bei Landtieren kommt die Temperatur als Faktor am klarsten in den Gebirgen zum Ausdruck. So befindet sich die Verbreitungsgrenze einer Art am Hange gleicher Himmelsrichtung der Berge desselben Gebirges immer annähernd in derselben Höhenlage. Freilich könnte man glauben, daß in diesem Falle noch andere Faktoren, z. B. der verschiedene Luftdruck, tätig sind. Allein die Erfahrung lehrt das Gegenteil. Je mehr man nämlich gegen den Pol vorgeht,

Fig. 1. Die Verbreitung der *Aranea alpica*, durch Punkte angedeutet.

um so mehr rücken die Höhenbewohner in die Ebene herab. So kommt *Aranea alpica*, um nur ein gut erforschtes Beispiel zu nennen, in den Alpen von 1800 bis 600 m abwärts vor, im Riesengebirge von 1300 bis 400 m abwärts, im Harz, Süntel und Teutoburger Wald bis 300 m abwärts, im Deister bis 200 m abwärts und schon in Holstein, wie im Norden Europas, lebt sie zu ebener Erde (Fig. 1). Etwas anders liegt der Fall bei *Zilla montana*. Diese Art lebt in den Alpen von 1800 bis 950 m abwärts, im Riesengebirge von 1250 bis 700 m abwärts, im Harz bis 350 m abwärts, um dann in Norddeutschland und Skandinavien ganz zu verschwinden oder vielmehr durch zwei andere Arten der Gattung, durch *Zilla atrica* (im Freien) und *Zilla x-notata* (in Häusern), vertreten zu werden (Fig. 2). Die beiden letzteren Arten sind Küstenformen und fehlen in Finnland. Dort kommt *Zilla montana* tatsächlich in der Ebene vor. — Derartige Beispiele zeigen, wie gesetzmäßig geringfügige Unterschiede der ökologischen Faktoren, hier der Temperatur, zur Wirkung kommen. — Verwickelter und deshalb scheinbar regellos wird das Wirken der Temperatur

Digitized by Google

dadurch, daß bei manchen Tieren nicht das Jahresmittel, sondern das Maximum oder das Minimum der Temperatur maßgebend ist. So stehen den stenothermen Tierarten, die natürlich in den Küstenländern mit geringeren Temperaturschwankungen ihre Lebensbedingungen am besten erfüllt finden, andere gegenüber, die einer sehr hohen Sommertemperatur bedürfen, dabei aber eine starke Winterkälte ertragen, die also sehr eurytherm sind und besonders im Binnenlande gefunden werden. Höherer Temperaturgrade bedürfen wirbellose Tiere besonders zur Zeit der Entwicklung der Eier, auch wenn sie im Winter zeitweise zu Eis erstarren können, ohne Schaden zu leiden. Um die Eier zur Entwicklung zu bringen, wissen manche Tierarten in der günstigen Jahreszeit jeden Sonnenstrahl zu benutzen. Dahin gehören die Lycosiden oder Wolfspinnen, die ihren Eiersack umhertragen und in Wäldern immer die sonnenbeschienenen Flecke

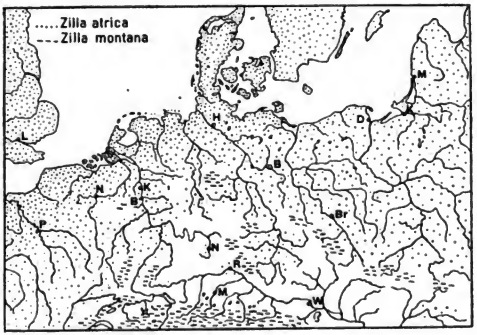


Fig. 2. Die Verbreitung von *Zilla atrica* und *Z. montana*.

des Erdbodens aufsuchen. Sie sind deshalb wie geschaffen für die unwirtlichen Polargegenden und für hohe Berge. Um so mehr muß man sich wundern, daß diese schon sehr alte Tiergruppe, welche sonst über die ganze Erde verbreitet ist, gerade den antarktischen Inseln fehlt. Wir werden auf diesen Fall noch wieder zurückkommen. — Sehr thermophile Tierarten kommen in der nördlichen gemäßigten Zone besonders an den Südhängen der Berge im Gebirge vor, zumal wenn diese vor Wind geschützt sind, wie in manchen ost-westlich gerichteten sich schlängelnden Flußtälern. Befindet sich anstehendes Gestein nahe unter der Oberfläche eines geschützt liegenden Südhanges, so sind die günstigsten Verhältnisse gegeben, weil das Gestein sich unter der Wirkung der Sonnenstrahlen besser erwärmt und die Wärme auch länger zurückhält.

Im Anschluß an die Luftfeuchtigkeit, die Niederschläge und die Lufttemperatur sei noch eines weiteren klimatischen Faktors gedacht, der Luftströmungen. Der Wind spielt in der Tierökologie allerdings nicht eine so wichtige Rolle wie in der Pflanzenökologie. Immerhin gibt es Tiere, welche bei ihren täglichen Verrichtungen auf Luftströ-

Digitized by Google

mungen angewiesen sind, und welche man als in einem gewissen Grade anemophil bezeichnen kann. So können die größeren Radnetzspinnen, wie z. B. die Kreuzspinne, *Aranea diadema*, den ersten Faden ihres Fangnetzes, der das Ganze trägt, an den meisten Orten, z. B. zwischen Bäumen, nur mit Hilfe der Luftströmung herstellen. Sie lassen ihn aus den Spinnwarzen austreten, und der Lufthauch trägt ihn fort, bis er haftet. Ebenso sind die Tiere, welche an Orten leben, die alljährlich durch Überschwemmung, Beackern usw. von gewissen Tierarten fast ganz entvölkert werden, vielfach auf den Wind als Ausbreitungsmittel angewiesen. Besonders tritt das allerdings wieder bei den Spinnen in die Erscheinung, welche dann mittels fliegender Fäden, die sie frei aus den Spinnwarzen hervortreten lassen, fortgetragen werden. Da die Zerstörung der Biotope besonders während des Winters eintritt, finden die Wanderungen besonders im Herbst und Frühling statt. Im Herbst fallen die fliegenden Fäden dermaßen auf, daß sie einen besonderen Namen, in Deutschland „fliegender Sommer" oder „Altweibersommer", bekommen haben. Ein Acker, der regelmäßig gepflügt wird, kann uns eine Mustersammlung von regelmäßig fliegend wandernden Spinnen liefern. Es gehören dahin: *Lycosa saccata* usw., *Xysticus viaticus* usw., *Erigone atra* usw., *Pachygnata degeeri* und viele andere. — Eine sehr wichtige Rolle spielt der Wind als Ausbreitungsmittel. Wir werden auf diesen Gegenstand in einem besonderen Kapitel zurückkommen.

Ein ökologischer Faktor von hoher Bedeutung für Landtiere ist auch die Belichtung. Es gibt skotophile Tierarten, die nur im absoluten Dunkel tiefer Höhlen vorkommen. Dahin gehört von deutschen Tieren *Porrhomma rosenhaueri*, eine Spinne der Tropfsteinhöhlen des fränkischen Juras und zahlreiche Tiere der Krainer Höhlen[1]). Viele Tiere kommen nur im Halbdunkel, also besonders in der Nähe des Eingangs tieferer Höhlen vor. Man kann sie als hemiskotophil bezeichnen. Dahin gehört eine weit verbreitete Radnetzspinne (*Meta menardi*). Genannt sei auch eine andere weit verbreitete kleine Spinne (*Porrhomma egeria*), die ebenfalls das Dunkel liebt, und die vielleicht die gemeinschaftliche Stammform mehrerer echten Höhlenbewohner der Gattung ist. Man kann also auch bei der Skotophilie verschiedene Grade unterscheiden. Zu den mehr oder weniger skotophilen Tieren gehören fast alle in Häusern, ferner alle in der Erde, unter Steinen oder sonstwie versteckt lebenden Tiere, die nur beim nächtlichen Dunkel ihren Versteck verlassen. Dahin gehören sehr viele Säugetiere, einige Vögel, Kröten, viele Insekten, Regenwürmer usw. — Manche Tiere vertragen einen sehr verschiedenen Grad der Belichtung. Man kann sie als euryphot bezeichnen. So kommt z. B. eine Spinnenart (*Nesticus cellulanus*) einerseits in den dunkelsten Teilen der Tropfsteinhöhlen vor und andererseits in nicht sehr dunklen Kellern. Bedingung ist für sie nur, daß ein ziemlich hoher Grad von Feuchtigkeit vorhanden ist, da sie zugleich hygrophil ist. Dagegen sind *Meta menardi* und die hygrophile *Meta merianae* recht stenophot, da man sie selten in den dunkelsten Teilen der Höhlen findet, selbst wenn sie den Eingang bewohnen. — Für alle euryphoten Tiere gibt es, ebenso wie für die euryhalinen Tiere usw. ein Optimum der Belichtung. — Die Photophilie als ent-

[1]) O. Hamann, Europäische Höhlenfauna, Jena 1896.

Digitized by Google

gegengesetztes Extrem, zeigt ebenfalls ökologisch wichtige Abstufungen. Als höchste Stufe ist die Heliophilie zu nennen, das Bedürfnis direkter Sonnenbestrahlung. Es gibt zahlreiche heliophile Insekten, namentlich unter den Dipteren und Tagfaltern, welche in träge Ruhe verfallen, sobald die Sonne hinter eine Wolke tritt. Auch unter den Spinnen gibt es heliophile Arten, die nur bei Sonnenbelichtung lebhaft werden, z. B. die *Lycosa*-Arten. Im Gegensatz zu den heliophilen Tieren gibt es auch viele skiophile Tierarten, welche die direkte Sonnenbelichtung meiden und nur im Schatten der Wälder und Gebüsche gefunden werden. Natürlich spielt bei heliophilen Tieren auch die Erwärmung durch die Sonnenstrahlung und bei skiophilen Tieren die Feuchtigkeit eine wichtige Rolle. Durch Vergleichung vieler Fundorte aber läßt sich leicht nachweisen, daß in vielen Fällen die Belichtung der maßgebende Faktor ist. Bei der noch öfter zu nennenden Assel, *Philoscia muscorum sylvestris*, ist z. B. die Feuchtigkeit maßgebend. Man findet sie freilich besonders im Schatten von Gesträuch, das auf sandigem Boden steht, zum Teil aber auch an sonnigen Orten, wenn der Boden nur sandig ist, und sich dauernd feucht erhält. Es sind das zwei Bedingungen, die selten an sonnigen Orten erfüllt sind; deshalb die scheinbare Skiophilie. Anders ist es bei einer Wolfspinnenart *Pirata hygrophilus*. Sie ist zwar auch hygrophil, wie der Name schon besagt. Da man sie aber niemals fern von Gebüschen oder Bäumen findet, kommt zur Hygrophilie offenbar die Skiophilie hinzu.

Äußerst wichtige Faktoren liefert für Landtiere die Bodenbeschaffenheit: Es kommen da einerseits physikalische und andererseits chemische Eigenschaften in Frage. Vielfach greifen auch physikalische und chemische Eigenschaften in einander ein. — Es mögen zunächst die physikalischen Eigenschaften des Bodens näher ins Auge gefaßt werden. — Eine wichtige Rolle spielt in ökologischer Beziehung zunächst der Gehalt des Bodens an Sand. Es gibt Tiere, die auf reinen oder fast reinen Dünensand angewiesen sind, teils weil sie in den Sand eindringen, teils weil sie die Farbe des Sandes tragen und dann nur auf dem Sande hinreichend vor ihren Feinden geschützt sind, bzw. sich ihrer Beute unbemerkt nähern können. Man kann sie psammophil nennen. Vielfach haben die Sandbewohner nach diesem ihrem Vorkommen ihren Namen bekommen. Erinnert sei nur an einen sehr häufigen Käfer, *Opatrum sabulosum*, und an eine ebenso häufige Grabwespe, *Ammophila sabulosa*, in deren Namen das Wort Sand sogar zweimal vorkommt. Die Sandfarbe kehrt, wie bei den Bewohnern des sandigen Meeresbodens (S. 15) in den verschiedenen Tiergruppen, soweit es Tagtiere sind, wieder, ein Beweis dafür, daß es sich nicht um Zufall handelt. So gibt es unter unsern häufigen sandbewohnenden Spinnen zwei Wolfspinnen, *Arctosa perita* und *Arctosa cinerea*, eine Krabbenspinne, *Philodromus fallax*, und eine Springspinne *Attulus cinereus*, welche sämtlich, im Gegensatz zu ihren nicht sandbewohnenden Verwandten eine täuschende Sandfarbe besitzen. Von den Wolfspinnen gräbt sich die große *A. cinerea*, im Gegensatz zu *A. perita*, oft auch in den Sand ein. Die genannten Spinnen repräsentieren alle drei bei uns vorkommenden Unterordnungen freilebender, d. h. nicht Fangnetze spinnender Spinnen. Freilich gibt es Ausnahmen von der Sandfärbung der Sandbewohner. Aber auch das steht nicht mit der Schutzfarbenlehre in Widerspruch. So lebt

Digitized by Google

auf dem Sandstrand der westlichen Ostsee außer den beiden oben genannten eine dritte Wolfspinnenart von dunkelbrauner Farbe, *Lycosa arenicola fucicola*. Man findet diese aber, wenn sie ruht, nur auf den trockenen Tangbüscheln, welche dem Sande aufliegen. Sie bedarf also der Sandfarbe nicht. — Viele Tiere lieben auch den stark sandigen Humusboden. Man kann sie als hemipsammophil bezeichnen. Dahin gehört u. a. das Kaninchen, das in einen festen Tonboden nicht einzudringen vermag. Meist sind die mehr oder weniger psammophilen Tierarten, da Sandboden meist sehr trocken ist, auch xerophil; doch nicht immer. So leben an dem Sandstrand der See einige hüpfende Amphipoden der Gattungen *Talitrus* und *Orchestia*, welche sich besonders in den feuchten Sand eingraben. — Viele Tiere kann man auch geradezu als sandmeidend, als psammophob bezeichnen, so aus leicht ersichtlichen Gründen fast die sämtlichen Schneckenarten.

Wenige, aber sehr typische Bewohner hat der reine Humus- oder Moorboden, der sich bekanntlich auch durch einen stark abweichenden Pflanzenwuchs auszeichnet. Wir können die nur auf Moorboden lebenden Tiere helophil nennen[1]). Zu den helophilen Tieren gehören zunächst die sämtlichen Insekten, welche in ihrer Nahrung auf die typischen Moorpflanzen (*Erica, Ledum, Andromeda, Vaccinum oxycoccus* und *uliginosum, Sphagnum imbricatum* usw.) angewiesen sind, wie die Raupen von *Colias palaeno, Orgyia ericae, Anaitis paludata, Argyroploce lienigiana, Gelechia pruinosella, Lyonetia ledi, Nepticula ledi*, eine Zikade, *Strongylocephalus agrestis*, und eine Milbe, *Eryophyes rübsaameni*. Dann gehören zahlreiche Käfer dahin. Von einheimischen Carabiden kommt schon *Carabus clathratus* nur auf stark moorigen Wiesen vor. Viele Käfer leben vorwiegend im Torfmoos der Hochmoore. So *Argutor diligens, Lathrobium rufipenne, Tachyporus transversalis Helophorus tuberculatus* usw. Sehr zahlreich sind auch die Spinnentiere, die ausschließlich oder fast ausschließlich auf Mooren vorkommen. Die gemeine *Lycosa pullata* kommt zwar schon auf sehr humusreichen Wiesen vor, ist aber recht eigentlich auf Torfmooren zu Hause. Im Torfmoos der Moore leben *Obisium brevifemoratum, Lycosa sphagnicola, Pirata piccolo, Gnaphosa nigerrima, Theridiellum minutissimum, Walckenaera unicornis* und *cuspidata, Notioscopus sarcinatus, Orionetides imbecillior, Centromerus expertus, Rhyncholophus trimaculatus* usw.

Von dem Moorboden scharf unterscheiden muß der Tierökologe den Sumpfboden, der naß und humusreich, aber nicht reiner Humus ist und nicht mit *Calluna, Erica Ledum Andromeda* und *Drosera* bewachsen ist. Die Zahl der Sumpfbewohner, die man als telmatophil bezeichnen kann, ist sehr groß. Fast alle Tiere, die den Artnamen *palustris* oder *paludicola* bekommen haben, gehören, soweit sie diesen Namen nicht versehentlich erhielten, hierher. Von Landasseln lebt *Armadillidium zenckeri* im offenen, nicht zu nassen Sumpfgelände und von großen Spinnenarten ist *Dolomedes fimbriatus* auf sonnige, wasserreiche Stellen der Sumpfwälder angewiesen.

Als wichtigste Bodenart muß ökologisch dann noch der festere, meist mehr oder weniger lehmige Boden unterschieden werden,

---

[1]) Ogleich dieser Ausdruck bei den Botanikern viel weiter gefaßt wird und auch die Sumpfpflanzen einschließt.

Digitized by Google

der sich lange feucht erhält, und keine Humussäuren enthält, sondern bei Wasseransammlungen nur reines klares Wasser zeigt, der sogenannte schwere Boden der Landwirte. Wir können die Bewohner dieser Bodenart als pelophil bezeichnen, wiewohl es oft mehr auf die Festigkeit des Bodens als auf dessen Tongehalt ankommt. Unter den zahlreichen Bewohnern dieser Bodenart sei nur eine gemeine Wolfspinnenart *Lycosa saccata* genannt, die allerdings auch an klaren Gewässern auf kahlem festen Boden sich findet. Ob es Landtiere gibt, die speziell und ausschließlich auf Tonboden angewiesen sind, ganz von dessen Festigkeit, Feuchtigkeit und Kalkgehalt abgesehen, dürfte noch eine offene Frage sein.

Viele Tiere findet man — wenigstens bei Tage — fast nur unter Steinen, also nur auf steinigem Boden. Man kann dieselben als lithophil bezeichnen im Gegensatz zu den petrophilen Tieren, welche an Felsen, oft auch an größeren Steinen, Erdwänden und Gemäuer gefunden werden. Die Steine bilden für die lithophilen Tiere besonders geeignete Schlupfwinkel. Manche finden nämlich unter ihnen nicht ihre Nahrung, sondern gehen entweder bei Tage auf Nahrung aus, wie die meisten Ameisen, oder bei Nacht, oder auch bei Regenwetter, wie die Salamander und viele Schnecken. Lithophile Tiere gibt es in den meisten Tiergruppen. Oft zeichnen sie sich schon äußerlich durch ihren flachen glatten Körper aus. Dahin gehören die Hundertfüßer (*Lithobius, Geophilus* usw.); ferner unter den Käfern die Laufkäfer und viele Kurzflügler, unter den Spinnen die Gnaphosiden. Die Steine gewähren den unter ihnen wohnenden Tieren nicht nur Schutz gegen andere Tiere, sondern auch gegen die Verdunstung, gegen das Austrocknen. Liegen die Steine frei, so werden sie durch die Sonnenstrahlen erwärmt und halten die Wärme lange zurück. Es ist das namentlich für die Brut thermophiler Ameisen sehr wichtig. Natürlich eignen sich runde glatte Geröllsteine am wenigsten gut zum Unterschlupf. Besser sind flache und kantige Steine, namentlich wenn sie nicht im fließenden Wasser glatt geschliffen sind. Am besten bewohnt sind Steine, die schon einige Jahre gelegen haben, in alten Steinbrüchen, neben Felswänden usw. Sie sind dann gewöhnlich an der Oberseite schon etwas angewittert und mit Flechten bewachsen. Liegen die Steine in Haufen, so entstehen zwischen ihnen meist größere Hohlräume und es siedeln sich andere Tiere an. Von mitteleuropäischen Spinnen leben z. B. unter einzelnen Steinen im Walde *Amaurobius claustrarius* und *Coelotes atropos*, im sonnigen Gelände *Drassodes lapidosus* und *Zelotes petrensis*. In Steinhaufen treten an ihre Stelle Arten der Gattungen *Pholcus, Tegenaria, Lephthyphantes* und *Robertus*. Auch petrophile Tierarten kommen in Steinhaufen hinzu, so der schwer wahrnehmbare flechtenfarbige Steinhüpfer *Machilis*. Mehr in der Tiefe der Haufen tritt von Spinnen *Dysdera* (mit unvollkommenen Augen) hinzu. An der Außenseite größerer Felsblöcke, an Felswänden und Gemäuer pflegen sich bei offener Lage Dipteren zu sonnen und petrophile Spinnen wie *Salticus scenicus, Sitticus rupicola* usw. stellen diesen nach.

Bei Besprechung der Bodenbeschaffenheit darf nicht unerwähnt bleiben, daß sich ein ökologischer Faktor auch schon darin ergibt, ob der Boden horizontal verläuft oder stark geneigt ist, also in der Streichrichtung. So kommt von unsern beiden sehr gemeinen *Notiophilus*-Arten *N. aquaticus* besonders auf völlig horizontalem

Digitized by Google

Boden und deshalb mehr im Flachlande vor, während *N. biguttatus* fast nur auf geneigtem und deshalb meist kahlerem Boden im Hügel- und Berglande gefunden wird. Von Asseln ist *Philoscia minuta* eine an abschüssigen Boden gebundene Art.

Wenden wir uns jetzt den chemischen Faktoren zu, so sind namentlich der Salzgehalt und der Kalkgehalt des Bodens nicht nur für den Pflanzenwuchs, sondern auch für Tiere nachweislich von sehr großer Bedeutung. Es ist das um so bemerkenswerter, da die Tiere das Salz und den Kalk wohl niemals direkt dem Boden bzw. dem Wasser entnehmen, sondern den Pflanzen, welche auf dem Salz- und Kalkboden wachsen. Sind es Raubtiere, so gelangt das Salz bzw. der Kalk sogar erst nach Durchwanderung einer Pflanze und eines Pflanzenfressers in das vom Raube lebende Tier. — Im Anschluß an die Botaniker nennen wir die nur auf Salzboden vorkommenden Tiere halophil. — Salzhaltiger Boden kommt besonders an den Meeresküsten vor, und zwar ist der Salzgehalt am größten, wenn flache Ufer regelmäßig überflutet oder Felsen regelmäßig vom Meerwasser bespült werden. — Schwächer ist der Salzgehalt, wenn der Boden nur gelegentlich, bei Sturmfluten usw. überflutet wird, und einen noch schwächeren, oft kaum meßbaren Salzgehalt erhalten die höheren Uferteile dadurch, daß in der Brandung Meerwasser zerstäubt und durch den Wind fortgeführt wird. — Im Binnenlande kommt salzhaltiger Boden in der Nähe von Salzlagern und Salzquellen vor. — Die meisten halophilen Tiere findet man immerhin am Meere, weil dort der Salzgehalt am konstantesten ist und zwar Tiere aus fast allen Gruppen. Besonders zahlreich sind halophile Käfer. An mitteleuropäischen Arten gehören dahin: *Dichirotrichus pubescens, Omalium riparium, Trogophloeus halophilus, Oxyteles perrisi, Bledius unicornis* usw. *Medon fusculus, Philonthus virgo* usw., *Phytosus balticus, Alecochara obscurella* usw., *Atheta marina* usw., *Brachygluta helferi, Actidium coarctatum, Ochthebius marinus* usw., *Cercyon littoralis* usw., *Heterocerus maritimus* usw., *Phylan gibbus, Phaleria cadaverina* und *Aegialia arenaria*. — Von halophilen Dipteren seien genannt die große sandgraue *Actora aestuum*, ferner *Orygma luctuosa* und die gemeine *Fucellia fucorum*, deren Larve besonders in angespülten toten Muscheln usw. lebt. Auch einige Collembolen sind halophil, z. B. *Anurida maritima*. Ziemlich zahlreich sind auch die halophilen Spinnen. Von den fünf oben (S. 27) schon genannten psammophilen Spinnenarten wurden *Philodromus fallax* und *Lycosa arenicola fucicola* ausschließlich am Meeresstrande gefunden. Auch *Arctosa perita* ist am Meere weit häufiger als auf Binnenlanddünen. Das mag aber darin seine Erklärung finden, daß der Sand am Meere grobkörniger ist und mehr der Farbe der Spinne entspricht. — Endlich werden die beiden schon genannten psammophilen Syringamphipodengattungen nur am Meere (*Talitrus*) oder an brackigen Gewässern (*Orchestia*) gefunden. — Von Isopoden ist die petrophile *Ligia oceanica* zugleich halophil. — Die hier genannten Tiere verlangen alle einen recht bedeutenden Salzgehalt. Andere begnügen sich mit Spuren von Salz und scheinen dennoch ganz ohne Salz nicht existieren zu können. Auch diesen gehören Vertreter fast aller Gruppen an. Sie kommen scheinbar regellos und sehr zerstreut vor, werden aber meist in unmittelbarer Nähe des Meeres zahlreich gefunden. Genannt seien: die Fuchsente, *Tadorna tadorna*, zwei Kröten *Bufo calamita* und *Bufo viridis*,

Digitized by Google

ein Laufkäfer, *Nebria livida* und ein Speckkäfer, *Dermestes atomarius*. Vielleicht gehört auch eine bis weit ins Binnenland verbreitete Assel *Philoscia muscorum sylvestris* dahin. — Wie aber stellen wir bei ökologischen Untersuchungen den Salzgehalt des Bodens, namentlich einen sehr geringen Salzgehalt, fest? Die chemische Untersuchung ist stets mühevoll. Deshalb läßt man sich am besten durch Organismen, die nachweislich einen gewissen Salzgehalt verlangen, leiten, und zwar wählt man am besten Pflanzen als Leitformen, weil sie mehr in die Augen fallen. Eine Pflanze, die sich oft schon bei den geringsten Spuren von Salz zeigt, ist z. B. *Trifolium fragiferum*.

Eine weit wichtigere Rolle als der Salzgehalt des Bodens spielt, sowohl in der Ökologie der Tiere als der Pflanzen, der Kalkgehalt. Einer gewissen Menge kohlensauren Kalkes bedürfen wohl fast alle Pflanzen und Tiere, und insofern könnte man alle als mehr oder weniger titanophil bezeichnen. Manche sind aber mit äußerst geringen Spuren von Kalk zufrieden und meiden durchaus einen stark kalkhaltigen Boden. Von Pflanzen gehören dahin z. B. das Heidekraut *Calluna vulgaris* und die *Vaccinium*-Arten. Diese Pflanzen können deshalb für den Tierökologen als Leitformen dienen, da Pflanzen, wie schon bei der Halophilie hervorgehoben wurde, bequem zu beobachten sind. Wo *Calluna* auf unkultiviertem Boden üppig gedeiht, da darf man als sicher annehmen, daß der Kalkgehalt ein äußerst geringer ist. Andererseits darf man auf einen recht bedeutenden Kalkgehalt schließen, wenn Schlehsträucher üppig wachsen. Auch Feldahorn (*Acer campestris*) und Rotbuche (*Fagus sylvatica*) verlangen zum üppigen Wachstum einen recht bedeutenden Kalkgehalt. — Zwischen dichtem und hohem Heidekraut werden verschiedene Tiergruppen gar nicht gefunden. So fehlen vor allem die sämtlichen Schneckenarten, namentlich natürlich die Gehäuseschnecken gänzlich. Ebenso fehlen Asseln und Diplopoden. Bei etwas höherem Kalkgehalt treten zuerst auf: Die Hainschnecke *Helix nemoralis*, die Wegschnecke *Arion ater* und eine kleine im Moos der Wälder lebende Schnecke *Hyalinia hammonis*, von Asseln *Porcellio scaber* und *Oniscus asellus*, von Diplopoden *Chordeuma sylvestre* und *Schizophyllum sabulosum*. Bei noch etwas höherem Kalkgehalt tritt auf geeignetem Boden die gemeine Ackerschnecke *Limax agrestis* hinzu, und für die Hainschnecke erscheint *Helix hortensis*. Von Asseln tritt *Porcellio rathkei* auf, einzeln auch wohl schon *Armadillidium cinereum*. Dann folgen weitere Stufen und schließlich bei sehr hohem Kalkgehalt treten von Schnecken *Helix ericetorum* und *candicans*, *Helix lapicida* und in den wärmeren Teilen Süddeutschlands die dickschalige *Zebrina detrita*. Eine sehr titanophile Assel ist *Cylisticus convexus*. — Wir haben hier also dieselbe Erscheinung vor uns, die wir bei der Thermophilie, Photophilie usw. beobachten konnten, daß sich nämlich bei verschiedenen Abstufungen des Kalkgehaltes verschiedene Tierarten zeigen. Manche dieser Arten sind stenotitan, andere eurytitan und das Optimum liegt bei den verschiedenen Arten auf verschiedener Höhe. Die angegebenen Gehäuseschneckenarten können, da sie leicht gefunden und auch als leere Gehäuse zu unterscheiden sind, als Leitforenm für einen verschiedenen Kalkgehalt dienen. — Vielfach lassen sich auch schon aus der Beschaffenheit des Geländes und aus dem vorkommenden Gestein Schlüsse auf den Kalkgehalt ziehen. So pflegen steile Böschungen in einer sehr kalkarmen Gegend weniger kalkarm zu sein

Digitized by Google

als Horizontalflächen. Es beruht das darauf, daß tiefer liegende Bodenschichten weniger ausgelaugt und deshalb kalkreicher sind als die Oberflächenschicht, tiefere Schichten aber besonders an Böschungen durch Erosion leicht freigelegt werden. Besonders häufig findet man titanophile Tierarten auf Kirchhöfen, da beim Graben der Gräber tiefere Bodenschichten, oft sogar Mergel an die Oberfläche gelangt. Auch im Berglande ist, wie an Böschungen, der Kalkgehalt im allgemeinen größer; ebenso an Eisenbahndämmen. Oft sind letztere, namentlich in der Ebene, mit Pflanzen bewachsen, die sonst in der ganzen Gegend fehlen. So kommt die titanophile Pflanzengattung *Salvia* und *Helix ericetorum* bzw. *candicans* oft nur an den Eisenbahndämmen vor. Die Floristen schieben dies oft zu Unrecht ausschließlich auf die Verschleppung durch den Zugverkehr. — Sand ist meist kalkarm, aber nicht immer. So ist der diluviale sogenannte Korallensand sogar recht kalkreich. Urgestein ist ebenfalls meist sehr kalkarm. Doch gibt es auch da Ausnahmen. Es kann sogar recht kalkreich sein, sobald als Feldspat statt Orthoklas Oligoklas auftritt. Ebenso ist Basalt und Sandstein meist wenig kalkreich. In Steinbrüchen aber, auch in Brüchen eines im allgemeinen kalkarmen Gesteins ist fast immer ein nicht unbedeutender Kalkgehalt vorhanden, weil fast immer kalkreichere Partien mit aufgeschlossen werden. Wegen dieses fast immer sich zeigenden Kalkgehalts erweisen sich Steinbrüche meist als reiche Fundstellen von Schnecken, Diplopoden, Asseln usw. Nur oligoklasarmer Granit, Gneis und Glimmerschiefer und sehr lockerer Sandstein pflegen fast immer kalkarm und deshalb arm an titanophilen Tieren zu sein. Andererseits kann sogar Kalkgestein durch lange Ruhe an der Oberfläche ökologisch so unwirksam werden, daß Heidekraut gedeiht. In allen Fällen gibt also der Pflanzenwuchs und das Vorkommen oder Fehlen von Gehäuseschnecken den sichersten Maßstab für den Kalkgehalt, soweit er noch ökologisch wirksam ist. — Am auffallendsten ist, daß sogar Tiere, die vom Raube leben, titanophil sein können. Unter den Spinnen gibt es nachweislich zahlreiche Fälle dieser Art. Genannt sei nur eine besonders in Kalksteinbrüchen sich findende Wolfspinne *Trochosa lapidicola*.

Ob es außer den Chloralkalien und dem kohlensauren Kalk noch andere chemische Bodenbestandteile gibt, auf welche verschiedene Tiere in verschiedener Weise reagieren, hat sich bisher nicht nachweisen lassen. Da aber wohl kein Tier, das sich von lebenden Pflanzen nährt, unterschiedlos alle Pflanzen frißt, unter den Pflanzen aber wohl keine Art unterschiedlos auf allen chemisch unterscheidbaren Bodenarten vorkommt, so ist vielleicht anzunehmen, daß die chemischen Faktoren, soweit sie an den Boden geknüpft sind, eine noch weit höhere ökologische Rolle spielen, als man bisher ahnt, und daß hier noch ein weites Gebiet der Forschung offensteht (S. 18), Anm. 1). Zurzeit aber müssen wir uns darauf beschränken, die erste Stufe der Abhängigkeit, nämlich die Abhängigkeit der Tiere von Pflanzen und von anderen Tieren festzustellen. — Bevor wir auf dieses Gebiet eingehen, muß zunächst noch kurz der älteren geologischen Formationen gedacht werden, denen man wohl gelegentlich eine hohe tierökologische Bedeutung zugeschrieben hat. — Sorgfältige Untersuchungen haben allerdings ein negatives Resultat ergeben. Wohl läßt sich ein Einfluß auf das Vorkommen bestimmter Tierarten im allgemeinen nicht ver-

Digitized by Google

kennen. Dieser Einfluß erklärt sich aber stets restlos aus den physikalisch-chemischen Faktoren, die in den Formationen zum Ausdruck kommen. Ähnliche Ablagerungen aus verschiedenen Formationen lassen stets einen ähnlichen Einfluß erkennen. Es handelt sich vor allem um die Festigkeit der Ablagerungen als Gestein und um die chemische Zusammensetzung, namentlich um den Kalkgehalt.

Wenden wir uns nun dem Pflanzenleben als ökologischem Faktor zu, so haben wir in ihm den allerwichtigsten Faktor vor uns, weil ein Tierleben ohne ein Pflanzenleben überhaupt nicht möglich ist: die Pflanzen entnehmen die anorganischen Verbindungen dem Boden und bilden aus Luft, Wasser und anorganischen Bodenbestandteilen unter der Einwirkung des Lichtes mittels des Chlorophylls die organischen Verbindungen. Das Tier aber deckt seinen Bedarf an organischen Verbindungen ausschließlich, seinen Bedarf an anorganischen Verbindungen vorwiegend aus der pflanzlichen Nahrung. — Für uns als Tiergeographen handelt es sich besonders darum, wie die verschiedenen Pflanzen auf die verschiedenen Tierarten in verschiedener Weise ökologisch einwirken. — Zunächst ist hervorzuheben, daß es wohl keine Tierart gibt, welche lebende Pflanzen aller Arten frißt. Bei weitem die Mehrzahl aller phytophagen Tierarten ist lediglich auf Phanerogamen angewiesen, sehr viele auf einzelne Familien oder Gattungen, manche sogar auf eine bestimmte Pflanzenart. Diejenigen Tiere, denen viele Pflanzenarten eine geeignete Nahrung liefern, kann man als euryphyt oder polyphyt bezeichnen, diejenigen, die auf wenige Arten angewiesen sind, als stenophyt und diejenigen, welche nur an einer einzigen Pflanzenart gefunden wurden, als monophyt. Tiere, die verschiedene Pflanzen fressen bzw. bewohnen, pflegen einzelne Arten oder eine Art vorzuziehen. Es zeigt sich also auch in der Phytophilie das überall wiederkehrende Prinzip vom ökologischen Optimum. — Pflanzenarten und Pflanzengruppen, auf welche Tierarten ausschließlich angewiesen sind, zeichnen sich entweder durch besonderen Wuchs oder durch besondere chemische Verbindungen (Alkaloide, Säuren usw.) aus. — Es haben keineswegs alle Pflanzenarten ihre typischen Bewohner, wie man wohl glauben möchte. Der Tiergeograph braucht also keineswegs alle Pflanzenarten einzeln abzusuchen, um sich von dem Vorhandensein aller phytophagen Tierarten zu überzeugen. Um aber auch ohne das Einzelabsuchen alle Tierarten zu finden, muß er freilich die allgemeinen Grundsätze kennen, welche in der Phytophilie maßgebend sind. Wir wollen deshalb von diesem Standpunkt aus eine Flora als Beispiel etwas näher ins Auge fassen und wählen die Flora Mitteleuropas. — Als erster allgemeiner Grundsatz kann gelten, daß Pflanzen, die einerseits groß und massig sind, oder die in dichten Beständen vorkommen, ihre besondere Tierwelt besitzen. Dahin gehören einerseits die Bäume und Sträucher und andererseits die Flechten, Pilze, Moose, Farne, Gräser und andere dicht gedrängt stehende niedere Pflanzen. Der Grund liegt nahe: Eine Tierart, welche auf eine kleine, zerstreut wachsende Pflanzenart angewiesen wäre, würde oft, nachdem die erste Pflanze verzehrt ist, zugrunde gehen müssen, bevor sie eine zweite Pflanze derselben Art gefunden hätte.

Unter den Flechten sind besonders diejenigen von weiterer tierökologischer Bedeutung, welche an Steinen, Baumstämmen, zum Teil auch an Baumzweigen zusammenhängende Krusten bilden. — Da

Digitized by Google

dieselben sich eng der Unterlage anlegen, die Tiere sich also unter ihnen nicht verbergen können, besitzen diese meist eine ausgesprochene Flechtenfarbe und sind deshalb schwer zu entdecken. Manche Tierarten suchen die flechtenbewachsenen Stellen nur als schützenden Ruheplatz auf. Dahin gehören unter unsern Tagfaltern *Satyrus hermione*, von Eulen die *Acronycta*- und *Xylina*-Arten, *Diphthera alpium*, *Dichonia aprilina* usw., von Spinnern *Lymantria monacha*, von Spannern die *Boarmia*-Arten usw., außerdem *Chimabacche fagella* usw. Auch Spinnen kommen vielfach an flechtenbewachsenen Stämmen vor, um dort Jagd auf Insekten zu machen. Dahin gehören *Drapetisca socialis*, *Aranea silvicultrix*, *Philodromus margaritatus* usw. — Nicht wenige Tiere sind aber auch in ihrer Nahrung auf die Flechten angewiesen. Es gehören dahin vor allem die Psociden, aber auch die Raupen vieler Schmetterlinge, so die Raupe der flechtenfarbigen *Bryophila perla* usw. von *Laspeyresia flexula*, *Boarmia angularia* und *lichenaria*, von *Tephronia sepiaria*, *Nola cicatricalis*, von allen Lithosiinen, von *Bacotia sepium*, *Talaeporia tubulosa*, *Solenobia triquetrella* usw., *Acanthophila*, *Dysmasia*, *Tinea nigripunctella* usw., *Meessia*, *Diplodoma* und *Narycia*.

Pilze werden von sehr vielen Tieren gefressen, besonders von Schnecken, Käfern und Dipterenlarven. Viele von den Pilzbewohnern fressen auch Aas, Kot oder Teile von Blütenpflanzen. Sehr viele sind aber auch ausschließlich auf Pilze angewiesen. Die meisten Bewohner haben die massigen Hutpilze und die Baumschwämme. Einzelne myzetophile Tiere nähren sich aber auch von feinen Pilzen, so *Agatidium seminulum* von Schleimpilzen (*Trichia*), *Orthoperus* und *Mycetaea* von Schimmelpilzen und anderen Fadenpilzen. Auf massige Pilze sind besonders die Larven der Pilzmücken (*Mycetophilidae*) angewiesen. Außerdem kommen sehr viele Käfer ausschließlich oder fast ausschließlich an und in Hutpilzen usw. vor. Dahin gehören *Oxyporus rufus Philonthus fimetarius*, *Bolitobius lunulatus* usw., *Silusa rubra*, *Bolitochara lunulata*, *Atheta corvina* usw., *Aleochara moerens* usw., *Hydnobius punctatus*, *Liodes cinnamomea* (speziell an Trüffeln), *Pocadius ferrigineus* (in Bovisten), *Grobbenia fimetarii* (im Tintenpilz), *Aspidophorus orbiculatus* (in Bovisten). Speziell in und an Baumschwämmen werden gefunden die Raupen einiger Kleinschmetterlinge, *Parascotia fuliginaria*, *Scardia boleti*, *Tinea cloacella*, *corticella*, *arcella* usw. und die Arten der Käfergattungen *Gyrophaena*, *Atheta* (*litorata* usw.), *Colenis*, *Anisotoma*, *Scaphosoma*, *Cyllodes*, *Enicmus*, *Mycetophagus*, *Cis*, *Ennearthron*, *Dorcatoma*, *Tetratoma*, *Hallomenus*, *Abdera*, *Boletophagus* (und Verw.) und *Diaperis* (u. Verw.).

Sehr reich ist das Tierleben im Moos: Meist handelt es sich um kleine Arten, die sich zwischen den Moospflänzchen bewegen können. Gefressen werden die Pflanzen nur von verhältnismäßig wenigen dieser Tierarten, nur von den Raupen einiger kleiner Schmetterlinge, den Larven einiger Dipteren, von einigen flügellosen Zikaden und von kleinen Schnecken. Die meisten bryophilen Tiere nähren sich von dem Detritus, der sich zwischen den Pflänzchen sammelt, oder als Räuber von anderen kleinen Moosbewohnern und sind dann nicht so ausschließliche Moosbewohner. Als bryophil seien genannt: Die Raupen der Schmetterlinge *Acidalia dilutaria*, *Crambus nigellus*, *verellus* und *falsellus*, der *Scoparia*-Arten, von *Argyroploce palustrana*, *Gelechia galbanella*, der *Bryotropha*-Arten und von *Amphisbatis incon-*

Digitized by Google

gruella, ferner einige kleine Fliegen, besonders der Gattung *Phora* und die einem Moospflänzchen täuschend ähnliche Larve einer anderen Diptere, *Cylindrotoma glabrata*, die Zikadengattungen *Liburnia* (*flaveola* usw.), *Stiroma* (*albomarginata* usw.) und *Acocephalus* (*riculatis* usw.), viele Collembolen, *Tomocerus flavescens*, *Isotoma viridis*, *Neanura muscorum* usw., zahlreiche Käfer der Gattungen *Argutor* (*diligens*), *Tachyporus* (*chrysomelinus*, *muscorum* usw.), *Stenus* (*palustris* usw.), *Atheta* (*circellaris*, *fungi* usw.), *Othius melanocephalus*, *Philonthus concinnus*, *Quedius molochinus*, *Xantholinus linearis*, viele Spinnen der Gattungen *Zora* (*spinimana* usw.), *Neon* (*reticulatus*), *Walckenaera* (*cucullata* usw.), *Erigonella* (*hiemalis*), *Macrargus* (*rufus*), *Centromerus* (*sylvaticus* usw.), *Minyriolus* (*pusillus*) usw., endlich einige kleine Schnecken, besonders der Gattung *Pupa* (*antivertigo*, *minutissima* usw.).

Auf Farne sind verhältnismäßig wenige Tiere angewiesen. Es gehören dahin die Raupe von *Callopistria purpureofasciata*, *Phlogophora scita*, *Teichobia verhuellella*, und, an den Wurzeln lebend, die Raupe von *Hepialus fusconebulosus* und *Scoparia laetella*. Auch ein Rüsselkäfer (*Otiorrhynchus kollari*) und einige Rhynchoten (*Bryocoris pteridis* und *Monalocoris filicis*) leben auf Farnen.

Sehr viele Tiere sind ausschließlich oder fast ausschließlich auf Gräser und grasartige Pflanzen (*Carex*, *Luzula* usw.) angewiesen. Schon unter den Säugetieren fressen die Wiederkäuer und Einhufer vorwiegend grasartige Pflanzen und unter den Vögeln die Gänse. Die Samen von Gräsern und Getreide bilden die Hauptnahrung von manchen Mäusen und Sperlingsvögeln. Unter den Insekten sind sehr viele Raupen ausschließlich Grasfresser; so die Raupen aller Satyriden und fast aller Hesperiden, von *Cosmotriche potatoria*, und von sehr vielen Noctuiden, namentlich von *Arsilonche*, *Agrotis ypsilon* usw., *Epineuronia*, *Miana*, *Charaeus*, *Thalpophila*, von allen *Hadena*-Arten, von *Hydroecia*, *Nonagria nexa*, *Tapinostola*, *Luceria*, *Leucania*, *Stilbia*, *Petilama*, *Erastria argentula* usw. *Rivula* und *Plusia festucae*, ferner von *Echinopteryx* und von vielen Kleinschmetterlingen, namentlich von fast allen *Crambus*-Arten, von *Ochsenheimeria* und allen *Elachista*-Arten. Grasfressende Käfer sind *Limonius minutus*, *Dorcadion fuliginator*, *Lema melanopus*, *Chrysomela analis*, *Bagous cylindricus* usw. Unter den Dipteren sind es besonders die Larven der Gattungen *Oscinis*, *Chlorops*, *Agromyza*, *Elachista* und *Diplosis*, unter den Blattwespen die *Cephus*-Arten, unter den Zikaden *Mycterodus nasutus*, *Asiraca clavicornis*, *Stenocranus lineolus* usw., *Cicadula sexnotata* und *Gnathodus angustus*, unter den anderen Schnabelkerfen die *Miris*- und viele *Aphis*-Arten, unter den Geradflüglern fast alle Acridier, ferner einige *Thrips*-Arten, einige Milben *Eriophyes tenuis* usw. *Phyllocoptes dubius*, *Callyntrotus hystrix* und einige Anguilluliden. — Eine Sonderstellung mit vielfach eigenen Arten nimmt unter den Gräsern das Schilfrohr (*Phragmites communis*) ein. Dem Schilfrohr speziell eigen sind die Raupen von *Nonagria geminipuncta* und *neurica*, *Senta maritima*, *Calamia lutosa* und *phragmitidis*, *Leucania obsoleta*, *Chilo phragmitellus*, *Cataclysta lemnata*, *Phragmatoecia castaneae*, *Cosmopteryx scribaïella* und *Elachista cerusella*; ferner die Zikaden *Kelisia pallidula*, *Chlorioma prasinula* und *Paramesus phragmitis*. — An das Schilfrohr schließen sich ökologisch die *Typha*-Arten, an mit *Nonagria cannae*, *sparganii* und *typhae* und *Limnaecia phragmitella* als

Digitized by Google

Sonderformen und die Binsen, *Scirpus* und *Juncus*, mit *Chilo cicatricellus*, *Bactra lanceolana*, *Glyphipteryx thrasonella* und *Coleophora caespititiella* als Sonderformen; dann *Luzula* mit *Glyphipteryx bergstraesserella*, *Coleophora antennariella* und *murinipennella* und *Elachista quadrella* und *magnificella*.

Groß ist die Zahl von Tieren, die man lediglich auf Nadelhölzern findet. In der Ebene ist besonders die Kiefer reich an Spezialbewohnern, in den Bergen die Fichte. Von den Vögeln Mitteleuropas werden die Kreuzschnäbel, die Haubenmeise und die Tannenmeise fast nur auf Nadelhölzern beobachtet. Unter den Insekten seien als ausschließliche Bewohner der Nadelhölzer (namentlich der Kiefer) genannt: Schmetterlinge: *Sphinx pinastri*, *Dendrolimus pini*, *Lymantria monacha*, *Pantea coenobita*, *Panolis griseovariegata*, *Larentia variata* und *verberata*, *Ellopia prosapiaria*, *Semiothisa liturata*, *Boarmia secundaria*, *Bupalus piniarius*, *Dioryctria abietella*, *Cacoecia piceana*, *Evetria buoliana* (junge Triebe), *resinella* (Harzgalle) usw., *Argyroploce bifasciana*, *Epinotia rubiginosana* usw., *Epiblema tedella* usw., *Laspeyresia cosmophorana* usw., *Borkhausenia stipella* usw. (Rinde), *Heringia dodecella*, *Eustaintonia pinicolella*, *Cedestis gysselinella* und *Ocnerostoma piniariella*. — Bockkäfer: *Rhagium bifasciatum*, *Oxymirus cursor* (Fichte), *Leptura rubra*, *Caenoptera minor*, *Criocephalus rusticus*, *Asemum striatum*, *Tetropium castaneum*, *Monochammus sutor*, *Acanthocinus aedilis*, *Pogonochaerus fasciculatus* usw. — Blattkäfer: *Cryptocephalus pini*, *Luperus pinicola*. — Rüsselkäfer: *Anthribus variegatus*, *Otiorrhynchus scaber* usw., *Polydrosus impar*, *Scythropus mustela*, *Branchyderes incanus*, *Hylobius abietis*, *Pissodes notatus* usw., *Magdalis violacea* usw., *Anthonomus varians*, *Brachonyx pineti*, *Rhinomacer attelaboides*. — Kugelkäfer: *Adalia conglomerata*, *Coccinella quadripunctata*, *Vibidia duodecimguttata*, *Novius cruentatus*, *Scymnus abietis*, und *Rhizobius chrysomeloides*. — Weichkäfer: *Cantharis bicolor*. — Schnellkäfer (Larve in Stümpfen): *Elater sanguineus*, *Athous rufus*, *Selatosomus guttatus*. — Prachtkäfer (Larve im Holz): *Chalcophora mariana*, *Dicerca moesta*, *Buprestes rustica* und *octoguttata*. — Borkenkäfer (sehr zahlreich): *Ips typographus*, *Blastophagus piniperda* usw. — Andere Rindenkäfer: *Thanosimus formicarius*, *Ostoma grossum*, *Epuraea pusilla* usw., *Pityophagus ferrugineus*. — In Zapfen: *Ernobius pini*. — Blattwespen: *Lophyrus pini* und *Lyda campestris*. — Schnabelkerfe: *Aphrophora corticea*, *Thamnotettix abietinus*, *Grypotes pinetellus* usw., *Erythria manderstjerni* usw., *Eupteryx germari*, *Zygina rosea*, *Lachnus pini* und *pineti*, *Chermes abietis* (Fichtengallen) usw. — Netzflügler: *Rhaphidia* (Larve unter Kiefernrinde). — Spinnen an Zweigen mit Nadeln: *Clubiona trivialis*, *Philodromus aureolus* (Kiefer), *Ph. collinus* (Fichte), *Heliophanus dubius*, *Dendryphantes rudis*, *Theridium varians* und *tinctum*, *Linyphia phrygiana* (Fichte), *Aranea agalena* und *omoeda* (Fichte), *Tetragnatha obtusa*, *Uptiotes paradoxus* (Fichte). An Kiefernstämmen und -ästen: *Philodromus fuscomarginatus* und *margaritatus*, *Coriarachne depressa* (unter Rinde), *Salticus zebrinus*, *Marpissa rumpfii*, *Textrix lycosina* (Trichternetz), Acarine: *Eriophyes pini*. — Hundertfüßer: *Geophilus carpophagus*.

Den Nadelhölzern schließt sich, was die tierökologische Bedeutung anbetrifft, zunächst die Gruppe der Weiden und Pappeln an. Auch diese Pflanzengruppe hat viele typischen Bewohner und zwar sind viele derselben allen Arten gemeinsam, viele sind entweder auf

Digitized by Google

die Weiden oder auf die Pappeln beschränkt, manche auch auf einzelne Arten, z. B. auf die Grauweide, die Zitterpappel usw. Hier seien nur diejenigen genannt, die stenophyt entweder nur auf Weiden oder nur auf Pappeln vorkommen. Speziell auf Weiden (*Salix*) sind folgende Tiere angewiesen: Schmetterlingsraupen: *Apatura iris, Bombycia viminalis, Plastenis retusa, Lobophora sexalata, Larentia autumnata Tephroclystia tenuitata, Semiothisa alternaria, Diastictis artesiaria, Earias chlorana, Acalla hastiana, Argyroploce capreana* usw., *Ancylis diminutana* usw., *Epinotia cruciana, Epiblema subocellana* usw., *Laspeyresia servillana, Trochilium formiciforme, Depressaria ocellana* usw., *Teleia notatella, Gelechia basiguttella* usw., *Coleophora viminetellu usw., Lithocolletis pastorella* usw., *Phyllocnistis saligna, Hyponomeuta rorellus, Adela cuprella, Nepticula obliquella* usw. — Käfer: *Pullus testaceus, Agrilus pseudocyaneus, Aromia moschata, Oberea oculata, Cryptocephalus saliceti, Chrysomela marginata, Phytodecta viminalis* usw., *Phyllodecta vulgatissima, Melasoma vigintipunctata, Haltica saliceti, Chalcoides nitidula* usw., *Chaetocnema semicoerulea, Elleschus infirmus, Dorytomus dorsalis* usw. und *Orchestes foliorum.* — Blattwespen: Einige gallenerzeugende *Nematus*-Arten. — Dipteren: *Cecidomyia salicina* usw. — Rhynchoten: *Myndus musivus, Cixius cunicularis* usw., *Pediopsis nassata* usw., *Idiocerus varius* usw., *Cicadula punctifrons, Gnathodus punctatus, Typhlocyba sexpunctata, Aphis saliceta* usw. — Spinnen: *Singa nitidula* und *Theridium pictum.* Milben: *Eriophyes salicinus, Phyllocoptes magnirostris, Epitrimerus salicobius.*

Ganz oder fast ganz auf Pappeln (*Populus*) sind angewiesen: Schmetterlingsraupen: *Limenitis populi, Cerura bifida, Gluphisia crenata, Notodonta tritophus* usw., *Gastropacha populifolia, Acronycta megacephala, Taeniocampa populi, Dyschorista suspecta* usw., *Plastenis notacula, Catocala fraxini, Cymatophora flavicornis* usw., *Epirrhanthis diversata, Earias vernana, Nephopteryx hostilis* usw., *Argyroploce branderiana, Ancylis lactana, Epinotia aceriana* usw., *Epiblema nisella* usw., *Laspeyresia corollana, Cossus terebra, Aegeria apiformis, Sciapteron tabaniforme, Gelechia pinguinella* usw., *Batrachedra praeangusta, Lithocolletis tremulae, Phyllocnistis suffusella, Cemiostoma susinella, Nepticula turbidella* usw. — Käfer: *Xylotrechus rusticus, Saperda populnea, Cryptocephalus populi, Melasoma populi* und *tremulae Zacladus globulus, Xyleborus cryptographus.* — Blatt- und Holzwespen: *Cladius viminalis, Nematus aurantiacus, Sirex fuscicornis* usw. — Dipteren: *Cecidomyia polymorpha, Xylophagus marginatus, Phytomyza populi* usw. Rhynchoten: *Pediopsis fuscinervis, Idiocerus populi* usw., *Aspidiotus populi, Aphis populi, Pemphigus bursarius, Schizoneura tremulae* usw. — Milben: *Eryophyes populi* usw., *Phyllocoptes reticulatus* usw.

Den Weidengewächsen ökologisch am nächsten stehen die Birkengewächse (*Betula* und *Alnus*). Es gibt manche stenophyte Tierarten, die beiden Familien, den Salicaceen und Betulaceen gemeinsam sind. Groß ist aber auch die Zahl von Arten, die auf die Betulaceen in ihrem Vorkommen beschränkt sind, freilich weniger groß als die Zahl der typischen Bewohner der Weidengewächse

Eine ähnliche Sonderstellung wie die Weidengewächse und Birkengewächse nehmen die Cupuliferen (*Fagus, Castanea, Quercus, Corylus* und *Carpinus*) ein. Auch sie besitzen viele gemeinsame Bewohner. Ein Unterschied besteht aber darin, daß die Eiche sich ganz besonders durch ihren Reichtum an Sonderformen auszeichnet. Der Grund

Digitized by Google

dürfte in dem hohen Gehalt an Gerbsäure zu suchen sein. Viele von den Bewohnern der Eiche gehen auch auf die angepflanzte echte Kastanie über.

Für die Eiche (*Quercus*) sind folgende Sonderformen zu nennen: Schmetterlingsraupen: *Thecla ilicis, Zephyrus quercus, Hoplitis milhauseri, Drymonia querna* usw., *Notodonta anceps, Spatalia argentina, Ochrostigma velitaris, Thaumatopoea processionea, Eriogaster rimicola* usw., *Ocneria detrita, Diphthera alpium, Dichonia aprilina* usw., *Dryobota protea, Taeniocampa miniosa, Dicycla oo, Orthosia helvola, Oporina croceago, Xylina ornithopus, Pseudophia lunaris, Catephia alchymista, Catocala sponsa* und *promissa, Polyploca ridens, Codonia punctaria* usw., *Tephroclystia abbreviata* usw., *Metrocampa honoraria, Hibernia leucophaearia, Nola togatulalis* usw., *Chloephora bicolorana, Cochlidion limacodes, Nephopteryx similella Acrobasis consociella* usw., *Acalla querciana, Tortrix loefflingiana* und *viridana, Epinotia corticana, Carpocapsa splendana* usw. (Eicheln), *Pamene argyrana* usw., *Trocheliu vespiforme* usw., *Tachyptilia disquéi, Stenolechia gemmella, Teleia triparella, Coleophora ibipennella, Gracilaria alchimiella, Coriscium brogniardellum, Lithocolletis cramerella, quercifoliella* usw., *Cerostoma sylvellum* usw., *Heliozela stannella* usw., *Nepticula basiguttella* usw. und *Eriocrania subpurpurella.* — Käfer: *Stenochorus quercus, Leptura rufipes* und *melanura, Grammoptera variegata, Cerambyx cerdo, Plagionotus detritus, Clytus tropicus, Haltica quercetorum, Camptorrhinus statua, Acalles lemur, Coeliodes erythroleucus* usw., *Balaninus villosus* Eicheln), *Miccotrogus cuprifer, Orchestes quercus* usw., *Magdalis quercicola, Rhynchites cavifrons* usw., *Malthodes marginatus* usw., *Anthocomus femoralis, Nephus bipunctatus, Eurythyrea scutellaris, Chrysobothrys chrysostigma Agrilus biguttatus, Colydium filiforme, Oxylaemus caesus, Lymexylon navale, Lyctus pubescens, Ptilinus ater, Hypophloeus fasciatus* und *Oryctes nasicornis* (besonders in Lohe). — Hymenopteren: Die Gallen sehr vieler Cynipiden-Arten, *Emphytus cerris* usw., *Selandria lineata* usw. — Dipteren: *Lasioptera cerris, Cecidomyia circinans* usw., *Xylophagus varius.* — *Rhynchoten: Dictyophara multireticulata, Tettigometra griseola, Macropsis lanio, Phlepsius filigranus, Thamnotettix erythrostictus, Epteryx pulchella, Typhlocyba tenerrima, Zyginella pulchra, Zygina rorida, Lecanium ilicis* usw. *Aphis quercus* usw. und *Lachnus roboris.* — Milbe: *Eriophyes quercinus.*

Als typische Bewohner der Buche (*Fagus*) sind zu nennen: Schmetterlingsraupen: *Drepana cultraria, Codonia linearia, Carpocapsa grossana* (Früchte), *Pamene flexana, Ornix fagivora, Lithocolletis faginella, Argyresthia semitestacella, Nepticula basalella* und *turcella.* — Käfer: *Orchestes fagi* (vorwiegend), *Acalles echinatus, Laemophloeus testaceus, Triplax rufipes, Oxylaemus cylindricus, Cerylon fagi, Isorhipis melasoides, Dirhagus lepidus, Hedobia tricolor* und *Ernoporus fagi.* — Gallmücken: *Cecidomyia fagi* und *annulipes.* — Rhynchoten: *Typhlocyba cruenta* und *Lachnus fagi.* — Milben: *Eryophyes stenaspis, Monochetus sulcatus, Phyllocoptes gracilipes.*

Auf die Hainbuche (*Carpinus*) sind angewiesen: Schmetterlingsraupen: *Ornix carpinella, Lithocolletis tenella* und *carpinicolella* und *Nepticula carpinella.* — Rhynchoten: *Psylla carpini, Lecanium carpini* und *Aleurodes carpini.* — Milben: *Eriophyes macrotrichus* usw., *Phyllocoptes carpini.*

Digitized by Google

Auf den Haselstrauch (*Corylus*) sind angewiesen: Schmetterlingsraupen: *Stenolechia albiceps, Ornix avellanella, Lithocolletis coryli* und *Nepticula floslactella.* — Käfer: *Haltica brevicollis, Apoderus coryli* (vorwiegend). — Diptera: *Cecidomyia coryli.* — Rhynchoten: *Aphis coryli* und *avellanae.* — Milben: *Eryophyes macrotrichus, Anthocoptes loricatus, Oxypleurites depressus.*

Als weiteres Beispiel sei dann noch eine Familie genannt, in welcher es sowohl Bäume und Sträucher als auch niedere, krautartige Pflanzen gibt, die Familie der Rosaceen. Es wird sich hier recht deutlich zeigen, daß gerade die baum- und strauchartigen Vertreter es sind, welche sehr viele spezielle Bewohner besitzen. — Voran steht hier der Rosenstrauch (*Rosa*) selbst, eine Pflanze, die nicht nur strauchartig wächst, sondern auch in dichten Beständen vorkommt. Auf den Rosenstrauch speziell sind angewiesen: Schmetterlingsraupen: *Larentia fulvata* und *nigrofasciaria, Acalla permutana, Tortrix bergmanniana, Argyroploce ochroleucana, Epinotia pauperana, Notocelia roborana* usw., *Epiblema tripunctana, Laspeyresia roseticolana, Platyptilia rhododactylus, Coleophora gryphipennella, Incurvaria morosa* usw., *Tischeria angusticolella, Nepticula anomalella* usw. — Hymenopteren: *Hylotoma enodis, rosarum* usw., *Lyda inanita* usw., *Selandria brevis* usw., *Emphytus cinctus, viennensis* usw., *Cladius difformis, Rhodites rosae* (rauhe Galle) und *eglanteriae* (kugelige Galle). — Diptera: *Spilographa alternata.* — Rhynchoten: *Aphis rosarum, Aspidiotus rosae* und *Typhlocyba rosae.* — Milbe: *Callyntrotus schlechtendali.*

Auf *Prunus* (*spinosa* usw.) sind angewiesen: Schmetterlingsraupen: *Papilio podalirius, Thecla pruni* usw., *Valeria oleagina, Catocala fulminea, Chloroclystis chloerata, Bapta pictaria, Rhodophaea marmorea* usw., *Acalla holmiana* usw., *Epinotia signatana, Tachyptilia subsequella, Gelechia flavicomella* usw., *Ornix finitimella* usw., *Lithocolletis spinicolella* usw., *Hyponomeuta evonymellus, Swammerdamia caesiella* usw., *Argyresthia mendica* usw., *Nepticula prunetorum.* — Käfer: *Balaninus cerasorum, Anthonomus undulatus, Anthaxia nitidula.* — Hymonopteren: *Lyda nemoralis, Selandria adumbrata.* — Dipteren: *Cecidomyia pruni* usw. — Rhynchoten: *Idiocerus notatus, Psylla pruni, Aphis pruni* usw. — Acariden: *Bursifex pruni, Eriophyes similis, Phyllocoptes fockeni, Epitrimerus gigantorhynchus.*

Auf Pirus sind angewiesen: Schmetterlingsraupen: *Cirrhoedia ambusta. Acrobasis obtusella, Carpocapsa pomonella* (vorwiegend), *Gelechia rhombella, Blastodacna putripennella, Coleophora nigricella, Ornix guttea* usw., *Lithocolletis concomitella, Hyponomeuta malinellus, Nepticula pomella* usw. — Käfer: *Phyllobius oblongus.* — Hymenopteren: *Cephus compressus* und *Hoplocampa testudinea.* — Dipteren: *Cecidomyia pyri, Sciara pyri, Agromyza minuta.* — Rhynchoten: *Aphis mali* usw., *Schizoneura lanigera. Psylla mali, pyrisuga* usw., *Coccus mali, Tingis pyri.* — Milben: *Eriophyes malinus, Phyllocoptes schlechtendali, Epitrimerus piri.*

Auf Crataegus sind angewiesen: Schmetterlingsraupen: *Notocelia suffusana, Laspeyresia ianthinana* (Früchte), *Pamene spiniana, Spuleria aurifrontella, Blastodacna hellerella* (Früchte), *Ornix anglicella* (Blattkegel), *Lithocolletis oxyacanthae* (Mine unterseitig), *Bucculatrix crataegi, Argyresthia nitidella* (zw. Trieben), *Nepticula regiella* usw (Mine unterseitig). — Käfer: *Otiorhynchus rugifrons, Polydrosus picus* (vorwiegend), *Anthonomus chevrolati* und *Antherophagus pallens.*

Digitized by Google

— Diptera: *Cecidomyia crataegi* (Gipfelrosette). — Rhynchoten: *Thamnotettix fuscovenosus, Typhlocyba crataegi, Aphis oxyacanthae, Psylla crataegicola* usw., *Lecanium oxyacanthae.* — Milbe: *Eriophyes goniothorax, Epitrimerus armatus.*

Auf Rubus sind angewiesen: Raupen: *Habrosyne derasa, Thyatira batis, Larentia albicillata, Notocelia uddmanniana, Epiblema ustulana, Bembecia hylaeiformis* (Wurzel), *Xystophora micella, Schreckensteinia festaliella, Incurvaria rubiella, Tischeria marginea* usw. und *Nepticula splendidissimella.* — Käfer: *Haltica rubi, Phyllobius alpinus, Coroebus rubi, Agrilus chrysoderes* und *Byturus tomentosus* (Himbeere). — Hymenoptere: *Diastrophus rubi.* — Diptere: *Lasioptera rubi.* — Rhynchoten: *Coreus scapha* und *Typhlocyba smaragdula.* — Milben: *Eryophyes gibbosus* usw.

Auf Sorbus sind angewiesen: Raupen: *Ornix scoticella, Argyresthia coniugella* und *submontana, Nepticula aucuparia* und *nylandriella.* — Käfer: *Anthonomus sorbi.* — Hymenopteren: *Dineura ventralis* und *Pediaspis* sorbi (Wurzel). — Rhynchoten: *Aphis sorbi* und *Psylla sorbi.* — Milben: *Phyllocoptes arianus, Anthocoptes speciosus.*

Auf Potentilla sind in ihrem Vorkommen beschränkt: Raupen: *Coleophora albicostella, Nepticula tormentillella* und *occultella.* — Käfer: *Meligethes maurus.* — Hymenopteren: *Cynips potentillae.* — Diptera: *Agromyza potentillae.* — Milbe: *Eriophyes parvulus.*

Nur auf *Fragaria* werden gefunden: Raupe: *Nepticula dulcella.* — Käfer: *Trachys fragariae.* — Rhynchote: *Aphis fragariae.* — Milbe: *Phyllocoptes setiger.*

Nur auf Geum leben: Raupen von *Nepticula pretiosa* und *gei.* — Milbe: *Eriophyes nudus.*

Auf Sanguisorba sind beschränkt: Raupen: *Acalla aspersana* und *Phalonia sanguisorbana.* — Diptera: *Cecidomyia oriana.* — Blattlaus: *Aphis sanguisorbae.* — Milbe: *Eryophyes sanguisorbae.*

Auf Agrimonia beschränkt sind die Raupe von *Nepticula agrimoniae* und von einer Blattwespe, *Fenusa pygmaea.*

Auf Spiraea beschränkt ist ein Käfer *Galerucella tenella* und eine Gallmücke *Cecidomyia ulmariae.*

Auf Comarum beschränkt sind die Raupe von *Nepticula palustrella* und ein Rüsselkäfer *Phytobius comari.*

Die hier gegebenen Beispiele aus der Flora Mitteleuropas dürften genügen, um die allgemeinen Gesetze in der Phytophilie erkennen zu lassen. Zunächst zeigt sich das Gesetz, daß fast jede größere Pflanzenart Tiere aus sehr verschiedenen systematischen Gruppen ernährt. Da die Tierarten verschiedener Gruppen eine verschiedene Lebensweise besitzen, namentlich an verschiedenen Teilen der Pflanzen (Blätter, Blüten, Früchte, Holz, Rinde, Wurzel) vorkommen und, wenn sie phytophag sind, von verschiedenen Teilen der Pflanzen sich nähren, ist dadurch an derselben Pflanzenart für verhältnismäßig viele Tierarten die Existenz möglich. — An denselben Teilen der verschiedenen Pflanzen pflegt im allgemeinen dieselbe Tiergruppe wiederzukehren, zum Teil dieselbe Art, meist aber dieselbe Gattung oder Familie. So sieht man als Blattsauger Blattläuse (*Aphis*), als Blattminierer gewisse Kleinschmetterlinge (z. B. *Nepticula*) fast an jeder phanerogamen Pflanze, und zwar ist von diesen kleinen Tieren fast auf jeder Pflanzengattung eine besondere Art vertreten. Man darf wohl annehmen, daß ursprünglich dieselbe Tierart die gleichen Teile

Digitized by Google

der verschiedenen Pflanzen bewohnte, daß diese also euryphyt war, daß dann aber, den etwas verschiedenen Lebensbedingungen auf den verschiedenen Pflanzen entsprechend, sich verschiedene Arten der Gattung entwickelten, daß also gewissermaßen eine Arbeitsteilung eintrat. Sonderformen konnten sich natürlich nur dann ausbilden, wenn die Pflanze entweder eine hinreichende Größe besaß, um das Tier bis zur Geschlechtsreife ernähren zu können oder in dichten Beständen vorkam, so daß die Tiere leicht von einer Pflanze zur anderen wandern konnten (S. 33). Es ist also durchaus begreiflich, daß kleine Tierarten sich leichter spezialisieren konnten als große, da für große die Gefahr, an demselben Orte nicht hinreichende Nahrung zu finden, entsprechend größer ist. Bei den großen Phytophagen zeigt sich, von Ausnahmen abgesehen, bei der Ernährung, wenn die Nährpflanze weder ein Baum noch ein großer Strauch ist noch in dichten Beständen vorkommt, also höchstens das schon genannte Optimum. So sind bei den krautartigen Rosaceen, wie obige Übersicht zeigt, nur wenige und zwar sehr kleine Spezialbewohner vorhanden. Bei den Bäumen und Sträuchern dagegen kommen stets auch größere hinzu, und wenn diese Bäume und Sträucher in dichten Beständen vorzukommen pflegen, wie *Rubus* und *Prunus spinosa*, sind auch recht große Tierarten als Spezialbewohner vorhanden. Werden kleine zerstreut wachsende krautartige Pflanzen von großen Tieren gefressen, so sind diese stets euryphyt und man findet in der Literatur dann gewöhnlich die allgemeine Angabe: „auf niederen Pflanzen".

Die hier genannten Gesetze könnten wir durch die ganze Flora verfolgen. — Viele Spezialbewohner besitzen unter den einheimischen Pflanzen: Mehrere Kompositen (*Artemisia, Solidago, Achillea* und *Tanacetum*), Ericaceen (*Vaccinium* und *Calluna*) und Papilionaceen (*Sarothamnus* mit *Genista*); ferner die Gattungen *Chenopodium* mit *Atriplex, Galium, Convolvulus, Rumex, Scabiosa* und *Thymus*. Es sind das alles Pflanzen, die entweder größer sind oder zahlreich nebeneinander stehen. — Arm an Spezialformen sind unter den Bäumen der Nußbaum (*Juglans*), die Roßkastanie (*Aesculus*), die falsche Akazie (*Robinia*) und die Platane (*Platanus*). Vier Baumarten also, die bei uns nicht ursprünglich einheimisch waren, und die beweisen, daß die Ausbreitung der Tiere über große Entfernungen keineswegs unbeschränkt ist. Doch sind auch die sicher einheimischen Pflanzenarten keineswegs alle von zahlreichen Tieren bewohnt. So sind unsere sämtlichen Orchideen scheinbar frei von phytophagen Tieren.

Sind verschiedene Tierarten auf die Arten derselben Pflanzengattung angewiesen, so kommen wohl stets andere Faktoren zur Phytophilie hinzu. So sind die Raupen aller *Argynnis*-Arten an Veilchen-Arten fast vollkommen gebunden. Aber man findet selten zwei oder mehrere *Argynnis*-Arten gleich zahlreich untereinander. Es kommen da eben die schon genannten anorganischen Faktoren, namentlich die Beschaffenheit des Geländes, hinzu: So fliegt *Argynnis paphia* im Juli und Anfang August besonders in Laubwäldern, an Rändern und sonnigen Wegen und besucht Brombeer- und Distelblüten. *Argynnis aglaja* fliegt von Anfang Juli bis Mitte August besonders auf kleinen Waldwiesen und grasbewachsenen Plätzen in Wäldern. *Argynnis lathonia* fliegt von Mai bis Oktober an sonnigen, trockenen Stellen, besonders auf Feldwegen und an Rainen und setzt sich gerne an nackte Bodenstellen. *Argynnis euphrosyne* fliegt früh,

Digitized by Google

von Mai bis Anfang Juni auf sonnigen, blumigen Waldwegen. *Argynnis selene* fliegt zweimal, von Ende Mai und vom August an auf blumigen Wiesen und an Wegrändern. *Argynnis dia* fliegt im Mai und wieder im Juli und August im trockenen waldigen Gelände, an sonnigen Orten. *Argynnis pales* fliegt von Juli bis September in den Alpen über der Baumgrenze, im Mittelgebirge auf Mooren. *Argynnis niobe* fliegt von Mitte Juni bis Anfang August, besonders auf dürren, sandigen, mit zerstreuten Kiefern bestandenen Heiden. *Argynnis ino* fliegt (im Nordosten häufig) im Juni und Juli auf sumpfigen Waldwiesen.

Ist eine Pflanzenart abgestorben, so verliert sie meist sehr bald ihre Spezialarten. Nur in abgestorbenen Baumstämmen und unter deren Rinde pflegen noch Jahre lang Spezialbewohner vorzukommen. Recht deutlich zeigt sich namentlich im Nadelholzwalde ein Spezialcharakter auch an Tieren, die nicht auf das lebende Nadelholz und auf tote Stämme angewiesen sind. — Nachdem die phytophagen Tiere die abgestorbenen Pflanzen verlassen haben, treten saprophage Tiere an ihre Stelle. — Die saprophagen Tiere pflegen, ihrer Nahrung entsprechend, sehr gleichmäßig in der Natur verteilt zu sein, individuenreich, weil die Nahrung überall reichlich vorhanden ist, aber wegen der Einförmigkeit der Nahrung artenarm. Fallen doch die organischen Faktoren, die bei den phytophagen Tieren, den großen Artenreichtum zur Folge haben, für sie fort. Nur den anorganischen Faktoren entsprechend findet man an den verschiedenen Biotopen je besondere saprophage Arten.

Wie die lebenden Pflanzen, so bilden auch lebende Tiere für andere Tierarten einen organisch-ökologischen Faktor, und zwar zeigt sich die Zoophilie etwas vielseitiger als die Phytophilie. Denjenigen Tieren, welche auf lebende Pflanzen angewiesen sind, entsprechen die Tierarten, welche parasitisch in und an anderen Tieren leben. Auch hier kennen wir Arten, die an eine bestimmte Tierart oder Artengruppe gebunden sind und Arten, die bei Tieren sehr verschiedener Gruppen parasitieren. Auch für die Parasiten, die bei verschiedenen „Wirten" vorkommen, gilt meist das Gesetz vom Optimum. — In bezug auf den Parasitismus zeigt sich ein scharfer Gegensatz zwischen den Wirbeltieren und den Wirbellosen als Wirt: Die Wirbeltiere sind erstens von weit zahlreicheren Parasiten heimgesucht, ihre Parasiten gehören zweitens fast durchgehend anderen Tiergruppen an, und dieselben unterscheiden sich drittens weit auffallender von freilebenden Arten derselben Gruppe. Die größere Zahl der Parasiten bei den Wirbeltieren ist darauf zurückzuführen, daß die Wirbeltiere durchweg größer sind als die Wirbellosen und deshalb, wie wir schon in der Phytophilie erkannten (S. 41) für eine Spezialanpassung der Parasiten geeigneter sind. Die starke Abweichung der auf Wirbeltieren parasitierenden Tiere von freilebenden steht mit dem Dauerparasitismus und dieser mit der durchweg bedeutenderen Lebensdauer der Wirbeltiere in Zusammenhang. Die Abweichung der Wirbeltierparasiten von ihren freilebenden Verwandten ist vielfach so bedeutend, daß eingehende Untersuchungen erforderlich waren, um den Bau der Parasiten als Spezialanpassung zu erkennen. So wurde die nahe Verwandtschaft der Linguatuliden mit den Acariden erst spät erkannt, und auch die nahe Verwandtschaft der Puliciden mit den Dipteren konnte erst in neuester Zeit völlig sichergestellt werden. —

Digitized by Google

Die inneren Parasiten der Wirbeltiere gehören in erster Linie den Würmern an, den Bandwürmern (*Cestoda*), Saugwürmern (*Trematoda*), Kratzern (*Acanthocephala*) und den Fadenwürmern (*Nematoda*). Von Arthropoden kommen die ebenfalls wurmförmig gewordenen Linguatuliden und aus der Ordnung der Dipteren die Östriden hinzu, von denen z. B. die Larve des *Gastrus equi* im Magen des Pferdes, des *Oestrus ovis* in der Stirnhöhle des Schafes und des *Hypoderma bovis* unter der Rückenhaut des Rindes lebt, nach Durchwanderung der Gewebe von der Speiseröhre aus. In der Haut vieler Wirbeltiere leben die Räude- und Krätzemilben (*Sarcoptidae*) und die Haarbalgmilbe (*Demodex*). Auch auf der Haut der Wirbeltiere leben zahlreiche, meist blutsaugende Milben, aus der Familie der *Ixodidae*, der *Parasitidae* (*Laelaps* auf Ratten usw. *Spinturnix* auf Fledermäusen) und der *Trombidiidae* (*Geckobia* auf Eidechsen, *Ophionyssus natricis* auf Schlangen, *Myobia* auf Mäusen und die als *Leptus autumnalis* bekannte Larve von *Trombidium* auch auf dem Menschen). Unter den Insekten sind an erster Stelle als Parasiten der Wirbeltiere zu nennen die Läuse (*Pediculidae*) und die Pelzfresser (*Mallophaga*), dann auch ein Käfer, *Platypsyllus* (auf dem Biber) und zahlreiche Dipteren bei allen Warmblütern, die von oben flachgedrückten pupiparen *Hippoboscidae*, unter denen die flügellose Schafzecke (*Melophagus ovinus*) den höchsten Grad der Umwandlung zeigt, die flügellosen Fledermausfliegen *Nycteribiidae* und die ebenfalls flügellosen, aber meist von der Seite zusammengedrückten Flöhe (*Pulicidae*). — Bei den Landwirbellosen kommen als Parasiten fast nur Insektenlarven und Milben in Betracht, weil deren Entwicklung mit der Entwicklung der Wirte gleichen Schritt hält. Sie leben teils in den Eiern, teils in den Larven, die Milben teilweise auch am ausgebildeten Tier. Der geschlechtsreife Parasit lebt frei, um für die Nachkommen neue Wirte aufsuchen zu können. Da das reife Tier nicht parasitisch lebt, kann bei ihm auch von einer Umwandlung durch Parasitismus nicht die Rede sein und deshalb unterscheidet es sich wenig von den verwandten Nichtparasiten. Es gehören dahin von Dipteren besonders die Raupenfliegen (*Tachinidae, Dexinidae, Phania, Phasia, Conopidae, Anthrax* usw.) von Hymenopteren die Schlupfwespen (*Ichneumonidae, Evaniidae. Braconidae, Proctotrypidae* und *Pteromalidae*), die, soweit sie in Eiern leben, teilweise so klein sind, daß man sie mit unbewaffnetem Auge kaum sehen kann. Auch einige Käfer gehören dahin, z. B. der bei Schaben (*Blatta* usw.) parasitierende *Rhipidius pectinicornis*; ferner die Larven mancher Milben *Trombidium trigonum* bei Heuschrecken usw., *Limnochares aquaticus* bei Wasserläufern usw. als rote Punkte erscheinend und manche *Parasitidae* bei Mistkäfern, Aaskäfern, Hummeln usw., letztere aber wohl nur als Raumparasiten, um sich von einem Futterplatz zum andern transportieren zu lassen. Im geschlechtsreifen Zustande leben nur sehr wenige Arthropoden parasitisch auf Landwirbellosen und auch meist nur im weiblichen Geschlecht. Es tritt dann sofort wieder die starke Umwandlung durch den Parasitismus und die damit in Verbindung stehende unsichere systematische Stellung ein. Genannt seien die *Stylopidae* (*Strepsiptera*), die sich wahrscheinlich den *Rhipiphoridae* unter den Käfern am engsten angliedern. Die Bienenlaus, *Braula coeca*, eine flügellose pupipare Diptere, gehört nicht zu den echten Parasiten, weil sie sich von dem Larvenfutter der Honigbiene

Digitized by Google

nährt. Als Würmer, deren Larven in Landarthropoden parasitieren, sind zu nennen die Gattungen der Fadenwürmer *Mermis* und *Gordius*, die erstere in Raupen, reif in der Erde, die letztere in Orthopteren und Käfern, reif im Wasser. — Bei echten Wasserbewohnern liefert besonders die Krebstierklasse die Parasiten. So leben auf der Haut der Wale Cirripedien und ein Anisopod, die Walfischlaus (*Cyamus*), auf der Haut der Fische und besonders an deren Kiemen die Branchiuren (*Argulidae*), viele Copepoden aus den Familien der *Caligidae, Ergasilidae, Chondracanthidae, Lernaeidae, Lerneopodidae, Philichthyidae* und *Dichelestiidae*, zum Teil sehr stark durch Parasitismus umgewandelt, aber die freilebenden Larven immer als Copepoden zu erkennen. Auch manche Isopoden (*Aegidae, Cymothoidae* und *Gnathiidae*) gehören dahin. Auf Krebsen parasitieren einige Cirripedien (*Proteolepas* und die Rhizocephalen), einige Copepoden (*Clausidium, Nicothoe* und die *Choniostomatidae*) ein Ostracod (*Entocythere*) und einige Isopoden (*Epicaridae* und *Bopyridae*). Hinzu kommen, als Scheinparasiten, einige Actinien (*Adamsia*), Schwämme (*Suberites*) usw., welche die Krebse teilweise selbst auf ihre Schale, bzw. auf das von ihnen bewohnte Schneckengehäuse verpflanzen, um sich vor Feinden zu schützen oder sich zu maskieren. — Bei Muscheln parasitieren in der Mantelhöhle Nemertinen (z. B. *Malacobdella grossa* bei *Cyprina islandica*), Krebse (*Pinnoteriidae*) und sogar Fische (die Larve von *Rhodeus amarus* bei *Anodonta* und *Unio*). Auf ihrer Schale bohren sich einige Muscheln (*Gastrochaena, Saxicava, Petricola*), Cirripedien (*Cryptophialidae, Alcippidae*) und Bohrschwämme (*Vioa*) ein. — Bei Ascidien parasitieren im Innern: Dekapoden (*Pontonia*) und viele Copepoden (*Ascidiicolidae*), äußerlich am Mantel ein Amphipod (*Tritaeta*). — In Holothurien und anderen Echinodermen kommen vor: Fische (*Fierasfer*) und Schnecken (*Entoconcha*). Auf ihrer Haut leben Dekapoden (*Zebrida*), Copepoden (*Asterocheridae, Pinodesmotes*) und Cirripedien (*Lauridae*).

An die Schmarotzer, welche meist stenozooid auf einzelne Arten oder Gattungen angewiesen sind, schließen sich am nächsten die meist euryzooiden Blutsauger der Säugetiere an, Tiere, welche ihr Opfer meist nur sehr vorübergehend aufsuchen. Es gehören dahin viele Zweiflügler (*Haematopota, Chrysops, Tabanus, Stomoxys, Glossina, Culex, Anopheles, Simulia*), einige Wanzen (*Cimex*) und Milben (*Argas, Dermanyssus*). — Euryzooid sind meist auch die Raubtiere im weiteren Sinne, d. h. die Tiere, welche ihr Opfer töten, um es zu fressen. Der Räuber muß freilich seine Beute finden, fassen und bewältigen können und sie muß ihm eine nennenswerte Menge zuträglicher Nahrung bieten. Insofern ist also auch hier eine Auswahl gegeben. Doch geht diese selten so weit, daß man den Räuber stenozooid nennen könnte. Nur wenige scheinen in ihrer Nahrung sehr beschränkt zu sein. So frißt die Larve eines Käfers, *Drilus flavescens* nur Landgehäuseschnecken, ein anderer Käfer, *Xylodrepa quadripunctata* nur Raupen. Ebenso scheint eine Phalangidengattung *Ischyropsalis*, mit sehr kräftigen Cheliceren, fast ausschließlich auf Gehäuseschnecken angewiesen zu sein. Im allgemeinen aber bleiben soviele Tierarten und Tiergruppen als mögliche Beute übrig, daß man den Räuber nicht stenozooid nennen darf. Nur gewisse Tierarten und Tiergruppen gibt es, welche von sehr vielen Räubern gemieden werden. Es sind das besonders sehr wehrhafte, oft auch mit Giftdrüsen ausgestattete

Digitized by Google

Tiere, dann aber auch Tiere, die sich durch einen stark ausgeprägten Geruch (und auch wohl Geschmack) auszeichnen. Gewöhnlich sind diejenigen Tiere, welche von Räubern verschiedener Art gemieden werden, auch schon äußerlich durch auffallende Färbung, Zeichnung oder Gestalt kenntlich. Durch diese Eigenschaften läßt sich offenbar der Instinkt der Räuber leiten; denn diejenigen, welche jene auffallend aussehenden Tierarten meiden, machen gar nicht erst den Versuch, sie zu fressen. Da die Räuber sich durch die äußere Erscheinung leiten lassen, werden, in gewissermaßen unberechtigter Weise, auch diejenigen Tiere gemieden, welche den tatsächlich ungenießbaren oder gefährlichen Tieren sehr ähnlich sind (Mimikry). Zu den wehrhaften Tieren gehören viele Coelenteraten (mit Nesselorganen), viele Wespen und Bienen (mit Giftstachel), viele Ameisen (mit Ameisensäureabscheidungen) und viele Schlangen (mit Giftzahn). Zu den für viele Räuber, wahrscheinlich wegen eines schlechten Geschmackes, ungenießbaren Tieren gehören viele Schmetterlinge (Papilioniden, Danaiden, Heliconiden, Arctiiden, Anthroceriden usw.) viele lebhaft gefärbte Raupen (wie z. B. die Raupe von *Sphinx euphorbiae*) und alle stark behaarten sogenannten Bärenraupen, viele auffallend gefärbte Käfer (*Coccinella, Oïdes, Meloe, Lytta* usw.) und viele lebhaft gefärbte Wanzen (*Pyrrhocoridae, Pentatomidae* usw.).

Zu den euryzooiden Tieren gehören auch die meisten Aasfresser oder Nekrophagen und Kotfresser oder Koprophagen; denn sehr viele von ihnen fressen an Tierleichen und Kot aller Art. Freilich macht sich oft das Gesetz vom Optimum in recht auffallender Weise geltend. So findet man viele Arten fast nur an frischen Wirbeltierleichen: Dahin gehören die Arten der Gattung *Necrophorus*, welche kleine Säugetierleichen oft gemeinsam völlig einscharren; ferner *Necrodes littoralis, Thanatophilus sinuatus* und *rugosus, Choleva oblonga*, die Larven sehr vieler Fliegenarten, z. B. die der in Häusern so häufigen Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala* und ihrer Vertreterin in Wäldern *C. vomitoria*, ferner von *Cynomyia mortuorum* und von einigen Arten der Gattung *Lucilia*. — Während die Käfer unter die Tierleiche zu gelangen suchen, um ihre Eier abzulegen und schon in diesem Bestreben der Anfang des Eingrabens gegeben ist, legen die Dipteren ihre Eier auf die Oberseite der Leiche. Von den nekrophagen Larven nähren sich wieder bestimmte Räuber, wie *Hister cadaverinus* und *Saprinus*. — An halbtrockenen Kadavern, an Häuten usw. kommen andere nekrophage Tierarten vor, z. B. die Speckkäfer *Dermestes lardarius* usw., *Nitidula bipunctata* und *rufipes, Necrobia violacea* usw., *Anthrenus scrophulariae* usw. — Tote Insekten werden besonders von Phalangiden gefressen, von *Anthrenus verbasci* u. a.

Nur am Kot der Wirbeltiere und zwar meist am Kot verschiedener Arten leben zahlreiche *Aphodius*-Arten (*A. granarius, subterraneus, prodromus* usw.), ferner *Cercyon haemorrhoidalis* und *quisquilius, Cryptopleurum minutum* und (in Wäldern) der auch an Aas und Pilzen vorkommende *Geotrupes sylvaticus*. Bei manchen Kotfressern läßt sich eine Bevorzugung einzelner Kotarten, ein Optimum, deutlich erkennen. Es mag das zum Teil darin begründet sein, daß da, wo sie vorkommen, diese Kotarten vorwalten. Oft tritt die Bevorzugung aber auch sehr klar zutage. So kommen *Aphodius corvinus, nemoralis* und *putridus* besonders am Kot des Hochwildes vor, *Aphodius obscurus, varians* und *mixtus* (Alpen) besonders an Schafskot, des-

Digitized by Google

gleichen *Geotrupes vernalis*, *Onthophagus ovatus* und *Cercyon melanocephalus*. — *Aphodius fossor* und *fimetarius* bevorzugen Kuhkot und mit ihnen *Geotrupes stercorarius*, *Onthophagus nuchicornis* und *taurus*. Auch *Emus hirtus* ist als Räuber im Kuhmist besonders häufig. Im Pferdemist findet man *Aphodius inquinatus* besonders zahlreich und auch *Geotrupes spiniger* lebt vorwiegend in Pferdekot. Den Kaninchen- und Hasenkot scheint *Ceratophyus typhoeus* zu bevorzugen, doch ist zu bemerken, daß auf dem unfruchtbaren, kiesigen Sandboden lichter Kiefernheiden, auf dem er vorkommt, nicht viel anderes zu finden ist. Den Menschenkot endlich scheinen *Aphodius merdarius*, *contaminatus* und *scybalarius* und *Onthophagus coenobita* vor allem zu lieben und noch dem Kuh- und Pferdedung vorzuziehen. Ebenso scheint ein kleiner Kurzflügler *Aleochara nitida* ganz besonders im Menschenkot vorzukommen. Auch eine gelbe Fliege *Scatophaga stercorarius* vermißt man im feuchten Gebüsch während des Sommers selten an frischem Menschenkot und in schmutzigen Abtritten sind Arten der Gattungen *Borborus* und *Psychoda* meist an dem Fenster zu finden.

Als letzte Stufe der Zoophilie ist dann noch das Vorkommen im Nest oder im Bau der Tiere zu nennen. Daß viele Tiere ausschließlich oder fast ausschließlich in menschlichen Wohnungen gefunden werden, wußte man schon lange und ebenso, daß viele Tiere nur in Bienenstöcken oder Ameisennestern vorkommen. Neuere Untersuchungen haben aber gezeigt, daß das Nest fast aller Tierarten, sobald dasselbe einen gewissen Umfang besitzt, eine zum Teil reiche und vielfach der Tierart eigene Fauna aufzuweisen hat. — Zahlreich sind in Nestern besonders die Käfer und Milben vertreten. Dann kommen aber auch einige Dipteren, Wanzen, Kleinschmetterlingsraupen, Pseudoskorpione, Spinnen und Myriopoden vor. Von Käfern sind besonders Kurzflügler, Silphiden, Histeriden, Nitiluliden, Cryptophagiden und Dermestiden vertreten. Die Nestbewohner sind zum Teil auf das Nest einer Tierart beschränkt oder sie sind in vielen Nestern vertreten, zum Teil auch an anderen Orten zu finden. Im letzteren Falle gilt wieder das Gesetz vom Optimum. Die Verschiedenheit der Fauna der verschiedenen Nester ist übrigens zum Teil auch auf deren Standort zurückzuführen. Es greifen also die früher behandelten Faktoren hier vielfach in die Zoophilie ein. Alles das macht dieses Kapitel der Ökologie zu einem besonders schwierigen. Nur mit peinlichster Statistik wird man hier weiter kommen. Hier wird denn auch von allen Forschern zugegeben, daß nur Zahlen entscheiden können. Wurde man doch durch Zahlen auf das neue Gebiet der Ökologie aufmerksam. Wenn z. B. R. Heinemann die bis dahin an den verschiedensten Orten, aber äußerst selten gefundene *Aleochara spadicea* in etwa 100 Maulwurfsnestern in 208 Exemplaren fand, so konnte das kein Zufall sein. Derartige Zahlen beweisen aber auch, daß ein vereinzeltes Vorkommen an anderen Orten, wie es hier durch die außerordentlich intensive Sammeltätigkeit des Coleopterologen festgestellt war, für die Ökologie eines Tieres völlig bedeutungslos ist.

Als typische Bewohner menschlicher Bauwerke und fast auf diese beschränkt seien genannt: die Hausmaus *Mus musculus*, die Rauchschwalbe *Hirundo rustica*, die Fettschabe *Aglossa pinguinalis*, der Mehlzünzler *Pyralis farinalis*, einige Kleidermotten *Tinea pellionella* usw., der Speckkäfer *Dermestes lardarius*, der Kräuterdieb,

Digitized by Google

Ptinus fur, der Pochkäfer *Anobium striatum* usw., der Totenkäfer *Blaps mortisaga*, der Mehlwurm *Tenebrio molitor*, die große und die kleine Stubenfliege *Musca domestica* und *Homalomyia canicularis*, die Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala*, die Käsefliege *Piophila casei*, die große und die kleine Küchenschabe *Periplaneta orientalis* und *Blatta germanica*, das Heimchen *Gryllus domesticus*, der Zuckergast *Lepisma saccharinum*, der Bücherskorpion *Chelifer cancroides*, mehrere Spinnen: *Zilla x-notata, Steatoda bipunctata, Bolyphantes leprosus* und *minutus, Tegenaria domestica, atrica* usw., *Scotophaeus quadripunctatus* und *scutulatus*, die Käsemilbe *Tyroglyphus siro*, die Mehlmilbe *Aleurobius farinae* und die Hausmilbe *Glycyphagus domesticus*.

Ausschließlich oder fast ausschließlich in Maulwurfsnestern[1]) wurden gefunden, außer den Blutsaugern, den Flöhen und *Haemogamasus hirsutus*: *Aleochara spadicea, Heterothops nigra, Quedius longicornis, Choleva elongata, Hister marginatus, Onthophilus sulcatus, Peyerimhoffia subterranea, Parasitus talparum, Eugamasus remberti, Allotyphloiulus ellingseni* usw.

Als typische Bewohner des Waldameisennestes (*Formica rufa*) seien genannt[2]): Staphyliniden: *Dinarda maerkeli, Thiasophila angulata, Nototecta flavipes, Oxypeda haemorrhoa, Leptacinus formicetorum, Stenus aterrimus*, Histeriden: *Dendrophilus pygmaeus, Myrmetus piceus*, Colydiide: *Myrmecoxenus subterraneus*, Cucujide: *Monotoma conicicollis* usw. Ameise: *Formicoxenus nitidulus*, Heteroptere: *Piezostethus formicetorum*, Larve von *Eremocoris erraticus*, Motte: *Myrmecocela ochraceella*, Spinne: *Thyreosthenius biovatus*.

Zum Schluß haben wir uns noch mit dem Wechsel der Zeit als ökologischem Faktor zu beschäftigen. — Wir können in der Natur einen zweifachen Wechsel unterscheiden, einen regelmäßigen Wechsel der Tageszeit und der Jahreszeit und einen unregelmäßigen Wechsel des Wetters. Der regelmäßige Wechsel ist von ganz außerordentlich hoher ökologischer Bedeutung, sowohl der tägliche Wechsel von Tag und Nacht, der mit Ausschluß der Polargegenden überall auf der Erde erfolgt, als auch der jährliche Wechsel der Jahreszeiten, der nur auf ganz isoliert im tropischen Ozean liegenden Inseln mehr oder weniger zurücktritt. Der Wechsel der Lebensbedingungen der Tages- und Jahreszeit hat zwar gewöhnlich nicht das Verschwinden und Auftreten der Tiere zur Folge, er macht sich aber dem ökologischen Forscher oft dadurch unangenehm bemerkbar, daß Tiere, die zu einer bestimmten Tages- oder Jahreszeit sehr leicht in großer Zahl gefunden werden, zu einer andern Zeit nur äußerst schwierig in einem Versteck oder in einem schwer erkennbaren Entwicklungsstadium aufzufinden sind und insofern die Individuenzahlen bei der Statistik in hohem Grade beeinflußt.

Was zunächst den Wechsel der Tageszeiten anbetrifft, so kommt derselbe in weit vielseitigerer Weise zum Ausdruck als der Anfänger zunächst glaubt. Daß es Tiere gibt, die nur bei Nacht oder nur bei Tageslicht lebhaft werden und zum Vorschein kommen, weiß auch der

---

[1]) F. Hesselhaus, Über Arthropoden in Maulwurfnestern. Tijdschr. v. Ent. Bd. 56, 1913, S. 195—240.

[2]) E. Wasmann, Kritisches Verzeichnis der myomecophilen u. termitoph. Arthropoden. Berlin 1894.

Digitized by Google

Anfänger schon. Aber gewisse Tiere sind nur in viel enger begrenzter Zeit lebhaft. So gibt es Falter, namentlich Kleinschmetterlinge, die nur während der Zeit des Sonnenunterganges oder die nur in der ersten Dämmerung fliegen, während andere Tiere erst bei völliger Dunkelheit in Tätigkeit treten. Manche werden nur bei Sonnenschein lebhaft, manche (z. B. *Andrena-* und *Halictus*-Arten) nur in den Vormittags- oder Morgenstunden bei Sonnenschein, wie sich denn auch manche Blüten nur zu bestimmter Tageszeit öffnen. Namentlich während der heißen Mittagszeit tritt im Sommer für viele Tierarten eine gewisse Pause ein.

Was dann die Jahreszeit als ökologischen Faktor anbetrifft, so muß der Anfänger bei unserem Klima im Frühling zunächst den Eindruck gewinnen, als ob eine hohe Temperatur alle Tiere hervorlocke bzw. zur Entwicklung bringe und im Herbst, als ob kühle Temperatur alle Tiere in einen Ruhezustand versetze. Das ist aber entschieden unrichtig; denn es gibt Tiere, die gerade im Winter zur Entwicklung gelangen und in den Tropen ist es gerade die etwas kühlere Regenzeit, in der sich das Tierleben am reichsten entwickelt. Es kommt also wenigstens ein zweiter Faktor, die Feuchtigkeit, hinzu. Aber auch bei Berücksichtigung dieser beiden Faktoren bleibt noch vieles unerklärt. So bringt die größte Feuchtigkeit und das kühlste Wetter im Frühling höchstens einzelne Herbsttiere zur Entwicklung und in den Tropen höchstens einzelne Regenzeittiere in der trockenen Jahreszeit. Überall kommt vielmehr eine feststehende jährliche Periodizität zum Ausdruck: diese hat sich im Laufe langer Zeiträume mit Anschluß an den Wechsel der Jahreszeiten herausgebildet. Sie kann durch abweichende Witterung wohl einmal stark verschoben werden, bleibt aber im allgemeinen unverrückt bestehen. Sie verteilt das Tierleben auf den ganzen Jahreslauf und bewirkt, daß alle Biotope möglichst viel Leben unterhalten können. Fast möchte man die Natur personifizieren und ihr die Absicht unterschieben, möglichst viel Leben zu schaffen. — Wirklich begründet aber ist diese Erscheinung in einer Überproduktion an Keimen, wie man sie überall in der Natur beobachten kann, eine Überproduktion, an welche die Naturauslese anknüpft, um das Tierleben, den Lebensbedingungen entsprechend, auf alle Jahreszeiten, z. T. sogar auf den Winter zu verschieben. — Eine außerordentlich große Zahl von Tierarten macht genau in einem Jahre ihre ganze Entwicklung durch, um zu irgendeiner Jahreszeit reif zu werden, entweder im Frühling oder im Sommer oder im Herbst oder gar im Winter und um dann, nach Ablage der Eier, wieder zugrundezugehen. Diese genau in einem Jahre ablaufende Entwicklung läßt so recht klar die Anpassung des Tierlebens an den Kreislauf des Jahres als wichtigen ökologischen Faktor erkennen. Nur einige Beispiele seien genannt, die den jährlichen Kreislauf demonstrieren mögen. Unter den Spinnen gehören zu den Tieren mit genau einjähriger Lebensdauer die gemeine Kreuzspinne (*Aranea diadema*) und ihre Gattungsgenossen, die Wolfspinnen der Gattung *Lycosa*, ferner die Gattungen *Linyphia, Theridium, Agelena* usw. von Insekten die meisten Schmetterlinge, Hymenopteren, Rhynchoten, Orthopteren usw. — Freilich entwickeln sich nicht alle Tiere, die nur zu einer ganz bestimmten Jahreszeit reif gefunden werden im Laufe eines Jahres. So weiß man vom Maikäfer (*Melolontha*), vom Weidenbohrer (*Cossus*) usw. schon lange, daß die Entwicklung der Larve

Digitized by Google

mehr als ein Jahr erfordert. Ebenso sind von vielen Spinnenarten (*Dolomedes, Anyphaena, Micrommata* usw.) zu jeder Jahreszeit zwei scharf von einander verschiedene Größenstufen zu finden, und diese lassen mit Sicherheit erkennen, daß die Entwicklung genau zwei Jahre dauert. — Schon im ersten Frühling (April, Mai) findet man bei uns viele reife Tiere, die entweder im Zustand der Reife an geschützten Orten überwinterten (*Vanessa, Gonopteryx, Bombus, Vespa, Pollenia* usw.) und dann oft nur im weiblichen Geschlecht vorhanden sind, oder die schon im ersten Frühling reif werden bzw. aus der Puppe schlüpfen: Beispiele: *Euchloë cardamines, Aranea cratera* (bisher *redii*). — Viele Tiere von einjähriger Entwicklung findet man fast den ganzen Sommer hindurch reif, indem sie meist in verschiedenen Generationen vorkommen (*Argynnis selene, Pararge megaera, Chrysophanus phlaeas* usw.). Erscheinen die Generationen zu sehr verschiedener Jahreszeit als reife Tiere, so weichen sie bisweilen in Form und Färbung ziemlich stark von einander ab (*Arachnia levana* mit der var. *prorsa*). Man pflegt in solchen Fällen von einem Saison-Dimorphismus zu sprechen. — Das Männchen erscheint meist ein wenig früher als das Weibchen. Das Weibchen aber kann man, der Brutpflege wegen, oft noch sehr lange Zeit finden, wenn es keine Männchen mehr gibt. Schutzeinrichtungen, wie die Schutzfärbung es ist, sind wegen der längeren Lebensdauer also besonders für das Weibchen nützlich. — Manche Tierarten findet man nur an frostfreien Tagen im Winter, also in Mitteleuropa erst vom Oktober ab reif. Als solche Winterformen seien genannt: Schmetterlinge: *Ptilophora plumigera, Brachionycha sphinx, Orrhoidia vaccinii* usw., *Scopelosoma satellitium, Xylina ornithopus* usw., *Calocampa exoleta* usw., *Operophthera brumata, Hibernia defoliaria, Anisopteryx aceraria, Acalla niveana* usw., *Chimabacche fagella* usw. Dipteren: die Wintermücke *Trichocera hiemalis, Phora trinervis, autumnalis* und *lugubris, Dryomyza zawadskii*, alle am Waldboden lebend. Ferner viele im Moos usw. lebende Spinnen: *Stemonyphantes lineatus, Bathyphantes concolor* und *nigrinus, Lephthyphantes tenebricola, Centromerus sylvaticus, Micrargus herbigradus, Walckenaera cucullata, unicornis* usw., *Savignia humilis, Erigonella hiemalis* usw. usw. — Viele Tiere, auch niedere Tiere, findet man das ganze Jahr hindurch reif. Genannt seien nur einige Spinnen: *Cercidia prominens. Minyriolus pusillus, Trochosa terricola* usw. Diese pflegen dann an geschützten Orten, in der Moos- und Laubdecke der Wälder, in Häusern usw. vorzukommen. Man kann sie als eurychron bezeichnen, im Gegensatz zu den stenochronen Tieren, die je nach der Witterung oft nur wenige Tage oder Wochen reif zu finden sind, wenigstens die Männchen.

Zum Schluß wenden wir uns noch kurz dem Wetter als ökologischem Faktor zu. Die verschiedenen Einzelfaktoren, aus denen sich das Wetter zusammensetzt, wurden im vorhergehenden schon kurz behandelt, die Temperatur (S. 23), die Luftströmungen (S. 25), die Niederschläge und die mit diesen in Zusammenhang stehende Bodenfeuchtigkeit (S. 21). Wenn hier noch einmal kurz im Zusammenhange vom Wetter im allgemeinen die Rede sein soll, so handelt es sich um den nie ganz regelmäßig erfolgenden Wechsel der genannten Faktoren, in erster Linie um den Wechsel zwischen Regen und Sonnenschein, da mit diesem Wechsel auch der Wechsel der Temperatur und der Luftströmungen mehr oder weniger in Zusam-

Digitized by Google

menhang steht. — Auf den Einfluß der Beschattung, also auch der Bewölkung auf das Tierleben wurde oben (S. 27) schon hingewiesen. Bedeutender noch ist der Einfluß des Regens. Es ziehen sich nicht nur die heliophilen Tiere zurück, sondern es kommen auch manche hygrophilen Tiere zum Vorschein, die bei trockenem Wetter sehr versteckt leben und deshalb sehr schwer aufzufinden sind. Genannt seien als solche besonders die Salamander, denen man im Gebirge bei Regenwetter oft auf Schritt und Tritt begegnet, und die Schnekken, die ebenfalls besonders bei Regenwetter auch am Tage lebhaft werden. — Ein bedeutenderer Einfluß des Wetters kommt dadurch zustande, daß die gleiche Witterung in anomaler Weise längere Zeit fortdauert, wenn also der Wechsel zwischen Regen und Sonnenschein längere Zeit aufhört. — Im Sommer pflegt eine regenlose Zeit zugleich mit großer Hitze verbunden zu sein, im Winter mit großer Kälte, so daß ein längeres Aufhören der Niederschläge in doppelter Weise ungünstig auf das Tierleben einwirkt. Genau ebenso ungünstig, weil anomal, wirkt während des Sommers im allgemeinen eine lange andauernde nasse Witterung, wenn auch durch sie für sehr hygrophile Tiere eine sehr günstige Ausbreitungsgelegenheit gegeben ist, auf welche wir noch zurückkommen werden. Am klarsten zeigen die Regenwürmer den Einfluß derartiger anomaler Witterungsperioden. In kalten Wintern ziehen sie sich besonders tief in die Erde zurück und die Maulwürfe müssen, um ihnen folgen zu können, nach eintretendem Tauwetter besonders große und zahlreiche Haufen aufwerfen, während sie in milden Wintern wenig tief gehen, so daß man im Frühling, namentlich im Schutzbereich der Bäume gar keine Maulwurfhaufen findet. Bei nassem Wetter findet man Regenwürmer während des Sommers unter jedem Stein und unter der dünnsten Detritusschicht, während man sie bei anhaltender Dürre nur unter größeren in Bodeneinsenkungen liegenden Steinen und in bedeutenderer Bodentiefe finden kann. — Namentlich für Tiere, die in einer Gegend ihre Verbreitungsgrenze finden, die also kaum noch ihre Existenzbedingungen finden, kann eine derartige Witterungsperiode geradezu katastrophal wirken. So können Tiere südlicher Verbreitung, wie *Argyope brunnichii*, in Deutschland in kalten Jahren bisweilen fast völlig verschwinden, während sie in warmen Jahren oft sehr zahlreich auftreten. Ebenso können Küstenlandtiere, wie in Deutschland *Porcellio scaber* (S. 22) im Binnenlande bei anhaltender Nässe bisweilen zahlreich als Freilandtiere auftreten, während sie in trockenen Jahren nur noch an besonders feuchten Orten, namentlich in Kellern, gefunden werden.

Um den ökologischen Faktor der Jahreszeit und der Witterung richtig einschätzen zu können, wird der Forscher sich niemals darauf beschränken dürfen, nur einmal an einem Orte zu sammeln, sondern er muß den Fang, um sicher zu gehen, zu verschiedener Jahreszeit und auch in verschiedenen Jahren um etwa dieselbe Zeit wiederholen. Als wichtigster Gegensatz der Jahreszeiten erweist sich bei uns in Mitteleuropa der Juni einerseits und der Oktober andererseits. Außer diesen Monaten kommen für den Ökologen zunächst noch der Frühling, wenn die Bäume grün werden, der September für Herbsttiere und der Juli (besonders für Schmetterlinge) in Betracht. Manche Tiere findet man auch noch früher im Frühling. Der Winter von Dezember bis Februar bietet in unseren Breiten wenig Neues und ebenso ist der August verhältnismäßig arm an Sonderformen.

Digitized by Google

III. Ausbreitungsmittel und Ausbreitungshindernisse.

Schon wiederholt wurde in den obigen Ausführungen darauf hingewiesen, daß es Lebensmöglichkeiten auf der Erde gibt, welche nicht von Tieren ausgenutzt werden, weil geeignete Tiere nicht die geeigneten Ausbreitungsmittel besaßen, um an den betreffenden Ort zu gelangen. So sahen wir (S. 41), daß der Wallnußbaum, die Roßkastanie, die Robinie und die Platane, zu denen man noch viele andere eingeführte Pflanzen hinzufügen könnte, bei uns keine auf sie beschränkten Feinde und überhaupt wenige Feinde besitzen. Ja, es gibt Orte auf der Erde, an denen ein äußerst üppiger Pflanzenwuchs existiert, ohne daß Tierarten in nennenswerter Zahl zu finden wären. Als Beispiel sei nur der Gipfel des Green Mountain auf Ascension[1]) genannt, der, wie die Erfahrung lehrt, für einen üppigen Pflanzenwuchs äußerst günstige Bedingungen bietet und doch früher völlig frei von Phanerogamen gewesen sein soll. Da die dort jetzt wachsenden Pflanzen alle eingeführt sind und wahrscheinlich aus Samen gezogen wurden, findet man trotz der üppigen, tropischen Vegetation fast keine Tiere. — Wie für Pflanzen, so ist des öfteren auch für Tiere der positive Beweis erbracht worden, daß sie an Orten, die sie ursprünglich nicht bewohnten, sehr wohl existieren und sich dauernd erhalten können, daß sie an diesen Orten ursprünglich also wohl nur deshalb gefehlt haben können, weil für sie unüberwindliche Schranken bestanden, mit den ihnen eigenen Ausbreitungsmitteln an diese Orte zu gelangen. So weiß man vom Damhirsch (*Cervus dama*) sicher, daß er ursprünglich nördlich der Alpen nicht vorkam und auch von dem Kaninchen (*Lepus cuniculus*) wird dies allgemein angenommen. Sicher ist jedenfalls, daß auch das Kaninchen an viele Orte, namentlich auf Inseln, erst durch den Menschen verpflanzt worden ist, wo es jetzt gut gedeiht. Unter den Wirbellosen sei nur die Weinbergschnecke (*Helix pomatia*) genannt, die in Norddeutschland wohl sicher erst durch Mönche eingeführt ist, da sie auch heute fast nur an Orten vorkommt, an denen früher Klöster existierten.

Wollen wir die Verbreitung der Tiere auf der Erde verstehen, so müssen wir vor allen Dingen die Ausbreitungsmittel und Ausbreitungshindernisse kennen, müssen besonders wissen, unter welchen Umständen ein „Ausbreitungshindernis" für eine Tierart mit den ihr eigenen Ausbreitungsmitteln zu einer unüberwindlichen „Ausbreitungsschranke" wird.

Wir beginnen mit den Ausbreitungshindernissen: — Es ist leicht ersichtlich, daß die Ausbreitungshindernisse für verschiedene Tierarten sehr verschieden sein können. Während für einen Fisch eine aus dem Wasser vorragende Landmasse ein Hindernis und, wenn sie nicht umgangen werden kann, eine Schranke darstellt, ist umgekehrt für ein nicht fliegendes Landtier ein Gewässer ein Hindernis bzw. eine Schranke. Ist das Gewässer breit genug, so ist es sogar für fliegende Landtiere ein Hindernis bzw. eine Schranke. — Für Landtiere sind aber nicht nur Gewässer Ausbreitungshindernisse. — Tiere der Ebene, welche nur bis zu einer gewissen Höhe vorkommen, werden auch Gebirge, die in ihren Pässen diese Höhe übersteigen, normaler-

[1]) Die Landfauna von Ascension in: Ergebn. d. Planktonexpedition Bd. I A, Reisebeschr. S. 232ff.

Digitized by Google

weise nicht überschreiten können. Tiere, die auf Nadelhölzer angewiesen sind, werden Landstrecken, die keine Nadelhölzer besitzen, nicht leicht überschreiten können. Ganz allgemein gesprochen, kann jeder der im zweiten Abschnitt genannten ökologischen Faktoren ein Ausbreitungshindernis und wenn dieses umfangreich genug ist, eine Ausbreitungsschranke liefern. Um also die Ausbreitungsschranken für jede Tierart feststellen zu können, müssen wir alle für das Vorkommen dieser Tierart maßgebenden ökologischen Faktoren kennen. — Wenn manche Tiergeographen außer Meeren, Ländern und Gebirgen allenfalls noch Wüsten als Ausbreitungsschranken gelten lassen, so ist das ein Irrtum. — Für die Ausbreitung der Tiere sehr wichtig ist die Tatsache, daß die Ausbreitungshindernisse mit den Jahren wechseln können. So werden Tierarten, die auf ein nasses Sumpfgelände angewiesen sind, sich in einem nassen Jahre oder noch mehr in ein paar aufeinanderfolgenden nassen Jahren über ein ausgedehntes trockenes Gelände ausbreiten können und umgekehrt Tierarten, die auf ein dürres Gelände angewiesen sind, in trockenen Jahren über ein feuchtes oder gar nasses Gelände. — Da, wie wir sahen (S. 24), Höhenformen besonders oder ausschließlich durch die Temperaturverhältnisse auf bedeutende Höhen gebannt sind, können sich Bergformen in kalten Jahren durch Ebenen ausbreiten und umgekehrt Arten der Ebene in heißen Sommern die Pässe eines Gebirges überschreiten. Es genügt vollkommen, wenn ein derartiger abnorm heißer Sommer in hunderten oder tausenden von Jahren nur einmal eintritt, um z. B. das Vorkommen der vielen Tierarten nördlich und südlich der Alpen zu erklären, vorausgesetzt, daß die Annahme einer Umgehung der Alpen nicht mehr Wahrscheinlichkeit besitzt, oder die Annahme, daß die Art schon über das ganze Gebiet verbreitet war, als die Alpen sich zu ihrer jetzigen Höhe erhoben oder endlich die Annahme, daß sich von einer ursprünglich über die Alpen und die Ebene verbreiteten eurythermen Art eine stenotherme Höhenform abspaltete. Die hier genannten vier möglichen Lösungen des Problems, zu denen sich vielleicht noch weitere hinzufügen ließen, zeigen, ein wie weiter Spielraum zurzeit noch für theoretische Betrachtungen gegeben ist, und wie weit wir vorläufig noch davon entfernt sind, alle Tatsachen mit einiger Wahrscheinlichkeit erklären zu können.

Wenden wir uns nun den Ausbreitungsmitteln zu, so kommt an erster Stelle die Ortsbewegung des Tieres selbst in Betracht. Bei fliegenden Tieren kann diese recht groß sein, während sie bei nichtfliegenden kleinen Tieren vielfach recht gering ist. — Es zeigt sich nun, daß Tiere mit geringer Ortsbewegung gewöhnlich noch andere Ausbreitungsmittel besonderer Art besitzen. Das wichtigste Ausbreitungsmittel kleiner, nicht fliegender Tiere ist die Verschleppung. — Wenn von einer Verschleppung die Rede ist, so denkt man zunächst gewöhnlich an eine Verschleppung durch den Menschen, die besonders mit Waren aller Art auf Eisenbahnen und Schiffen erfolgen kann. Und in der Tat ist diese Art der Verschleppung für viele Tiere von sehr großer Bedeutung. Sie ist aber keineswegs die einzige. Von sehr vielen Milben wissen wir, daß sie sich während eines Jugendstadiums an fliegende Tiere anklammern und forttragen lassen und damit hängt es wohl zusammen, daß gerade die Milbenarten trotz ihrer geringen Eigenbewegung meist äußerst weit verbreitet sind. Es findet gleichsam gesetzmäßig ein fortdauernder Austausch von

Digitized by Google

einem Ort zum andern statt, und Lokalformen können infolgedessen nicht zur Ausbildung gelangen. An diese, wenn man will, freiwilligen Wanderungen der Milben schließen sich die (ebenfalls oft regelmäßigen) unfreiwilligen Wanderungen durch Verschleppung im engeren Sinne an. Sie treten besonders im Eistadium ein und können bei allen kleineren Tieren vorkommen, die ihre Eier frei ablegen. Es ist klar, daß sich z. B. der Eikokon einer Spinne äußerst leicht mittels frei vorragender Fäden an den Fuß eines Vogels anhaften kann. Ebenso kann eine gewisse Klebrigkeit der Eier, wie wir sie bei vielen Schnecken kennen, ein Anhaften an den Fuß oder den Schnabel eines Vogels bewirken. Tritt ein Vogel, dem Eier niederer Tiere in dieser Weise angeheftet sind, gerade seine Wanderung in die Tropen an, so kann die Verschleppung äußerst ergiebig ausfallen. Mehr noch als Landtiere eignen sich, wegen ihrer vielfach sehr geringen Größe, die Wassertiere für eine Verschleppung durch Wasservögel und damit steht die Tatsache in Einklang, daß die Süßwassertiere trotz der Abgeschlossenheit der stehenden süßen Gewässer meist eine sehr weite geographische Verbreitung besitzen. — Tritt bei größeren niederen Tieren, namentlich bei Schnecken, die Verschleppung seltener ein, so wird es wegen des selteneren Austausches in einem neu besiedelten Gebiet leichter zur Ausbildung von Lokalformen kommen, was ebenfalls den Tatsachen entspricht (S. 54).

Wenden wir uns dann dem Transport durch fließendes Wasser zu, so muß zugegeben werden, daß er für eine Ausbreitung lebender Tiere recht langsam vor sich geht. Findet er aber in der kalten Jahreszeit statt, in der die Entwicklung fortgeführter Eier langsamer vor sich geht, so können diese mit einem Stück treibenden Holzes durch Flüsse ins Meer und durch Meeresströmungen in andere Meeresteile gelangen und hier durch den Wind an den Strand geworfen werden. Mit entwurzelten Bäumen und schwimmenden Inseln oder Flößen, wie man sie namentlich in den regenreichen Tropengegenden nicht selten im Meere umhertreiben sieht, können auch ausgebildete Tiere, sogar Wirbeltiere, namentlich kletternde, eine kleine, Reptilien und Wirbellose wohl auch eine größere, unfreiwillige Wanderung ausführen. Man könnte freilich glauben, daß derartige Ausbreitungsmöglichkeiten zu sehr vom Zufall abhängen und deshalb zu selten eintreten werden, als daß man mit ihnen rechnen dürfte. Müssen doch mindestens zwei Tiere etwa gleichzeitig dasselbe Ziel erreichen, um eine Nachkommenschaft liefern zu können. — Dagegen ist aber hervorzuheben, daß durch die Länge der Zeit das Eintreten eines Zufalls an Wahrscheinlichkeit gewinnt. Da aber die geologischen Perioden, wie die Ablagerungen beweisen, nach unseren Begriffen ungeheuer lange Zeiten gedauert haben, dürfte die Wahrscheinlichkeit der Besiedelung isoliert liegender Inselgruppen sich soweit steigern, daß der tatsächlich sich zeigende Bestand an Tieren, welche nur durch treibende Flöße hingelangt sein können, eine ausreichende Erklärung findet. Für die Ausbreitung der Tiere von weit größerer Bedeutung, als das strömende Wasser, sind die Luftströmungen, die Winde, schon deshalb, weil sie weit regelloser auftreten und dabei eine weit größere Geschwindigkeit besitzen. Der Zug der Vögel verläuft an sich so regelmäßig, daß er, so groß auch die durchflogene Strecke ist, selten Vögel in neue, geeignete, unbesiedelte Gebiete führen würde, wenn nicht regellose Winde hinzukämen. So er-

Digitized by Google

scheinen auf den Azoren[1]), die weit von den regelmäßigen Zugstraßen der europäischen Vögel entfernt liegen, sehr häufig durch Winde verschlagene europäische Wanderer. Unter 92 Vogelarten der Azoren sind es nach den bisherigen Beobachtungen 48 Arten, die nicht als auf den Azoren heimisch betrachtet werden können, und die so oft vorkommenden Verschlagungen haben zur Folge, daß dort nur verhältnismäßig wenige Sonderarten, sowohl an Vögeln als an vielen Kleintieren, die in irgendeiner Weise von den Vögeln regelmäßig verschleppt werden, zur Ausbildung gelangen konnten. — Da die Verschleppung von Schneckeneiern durch Vögel aber verhältnismäßig weit seltener erfolgen wird als das Verschlagenwerden der Vögel selbst, so ist klar, daß Schnecken sich in weit größerem Maße umwandeln konnten, was den Tatsachen wieder genau entspricht: So gibt es auf den Azoren unter 92 Vogelarten nur drei Arten, welche den ozeanischen Inseln eigen sind, während von 69 Binnenmolluskenarten nur 26 mit europäischen Arten vollkommen identisch sind. — Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß für die Besiedelung ganz isoliert liegender Inseln mit niederen Tieren die Verschleppung durch windverschlagene Vögel das allerwichtigste Ausbreitungsmittel ist. Genügt es doch unter Umständen, daß in Tausenden von Jahren nur ein einziger Vogel auf die Insel verschlagen wird. — Zu der Verschleppung durch windverschlagene Vögel kommt, namentlich für kleinere Entfernungen, eine direkte Einwirkung des Windes als Ausbreitungsmittel hinzu: Besonders sind es manche Spinnenarten, die in ihren Fäden den Winden einen vorzüglichen Angriffspunkt bieten. Man hat gelegentlich 400 km vom Lande entfernt fliegende Spinnengewebe auf Schiffe gelangen sehen, und da man an derartigen fliegenden Fäden, dem sogen. fliegenden Sommer oder Altweibersommer, sehr oft kleine Spinnen, namentlich junge Tiere, beobachtet (S. 26), so ist damit die Ausbreitung dieser Spinnenarten über sehr bedeutende Entfernungen sichergestellt. Ebenso können leicht gebaute fliegende Insekten namentlich durch Orkane sehr weit fortgeführt werden. Immerhin sind es doch nur einzelne Arten, die für eine weitere Ausbreitung unmittelbar durch den Wind geeignet sind, und damit steht die Tatsache in Einklang, daß ganz isoliert im Ozean liegende Inseln stets eine sehr artenarme Fauna besitzen, namentlich wenn die Inseln dem Äquator nahe liegen und deshalb der Zug der Vögel als Besiedlungsfaktor mehr zurücktritt.

Unter den Tieren, deren Ausbreitungsmittel sehr beschränkt sind und die sich deshalb zur Beantwortung der Frage, ob eine Insel einmal mit dem Festlande in Verbindung gestanden hat, besonders gut eignen, stehen die nichtfliegenden Landsäugetiere wohl an erster Stelle. Schon ein Gewässer von einigen Kilometern Breite kann für ein nichtfliegendes Landsäugetier als ein fast unüberwindliches Ausbreitungshindernis gelten. Man nimmt gewöhnlich an, daß 7 km das Höchstmaß ist, das ein Landsäugetier schwimmend im Zusammenhang zurücklegen kann, und auch das wird äußerst selten geschehen, da ein Landsäugetier sich nicht ohne zwingenden Grund von seiner Scholle trennt. Am ersten können für eine solche Wanderung noch Tiere in Frage kommen, die in Flüssen oder im Sumpfgelände leben, wie das Nilpferd und das Schwein. Aber auch diese werden wohl

[1]) **Reisebeschreibung der Planktonexpedition, S. 332.**

Digitized by Google

nur dann ins Meer gehen, wenn sie von Feinden verfolgt werden oder sonstwie dringend genötigt sind. Andere Ausbreitungsmittel als die Eigenbewegung gibt es für die Säugetiere fast gar nicht. Eine Verschleppung kann nur vom Menschen ausgehen. Sie kann, abgesehen von Nutztieren und gezähmten Tieren, wohl nur für Ratten und Mäuse in Frage kommen. Eine Ausbreitung auf schwimmenden Baumstämmen, auf entwurzelten Bäumen, auf natürlichen Flößen und schwimmenden Inseln wird für so bewegliche Tiere, wie die Säugetiere es sind, nur sehr selten eintreten, am ersten wohl noch bei Klettertieren und bei sehr kleinen Säugern. Aus allem dem geht hervor, daß nichtfliegende Landsäugetiere nur sehr selten auf Inseln gelangen werden, auch wenn diese nur etwa 7 km vom Festlande entfernt sind. Kommen auf Inseln, die weiter vom Festlande entfernt sind, nicht fliegende Säugetiere vor, so darf man schon als sehr wahrscheinlich annehmen, daß früher einmal eine Landverbindung mit dem Festlande bestand, zumal wenn nicht nur eine, sondern mehrere Arten vertreten sind. — Nur sehr wenige Tiergruppen gibt es, welche den Säugetieren zur Beantwortung derartiger Fragen auch nur annähernd gleichwertig wären. Schon bei Reptilien ist, namentlich während des Eistadiums, eine Ausbreitung mittels natürlicher Flöße weit leichter als bei Säugetieren, und noch mehr gilt das für die allermeisten niederen Tiere. — Noch aus anderen Gründen eignen sich gerade die Säugetiere für tiergeographische Untersuchungen ganz besonders gut: Die Säugetiere bilden eine Tiergruppe, deren System schon sehr eingehend erforscht ist und deren System besonders in dem Bau des Knochengerüstes zum Ausdruck gelangt. Da aber das Knochengerüst meist sehr vollkommen in früheren Formationen erhalten sein kann, so können die Untersuchungen über die geographische Verbreitung der Säugetiere auch auf die früheren Formationen ausgedehnt werden, wie es die Erdgeschichte verlangt. Dasselbe gilt freilich auch für die Gehäuseschnecken. Aber das Gehäuse der Schnecken ist auch nicht annähernd so spezifiziert wie das Skelett der Säugetiere, und das System der Schnecken kommt auch nicht annähernd so gut in dem Bau des Gehäuses zum Ausdruck. Die Säugetiere werden deshalb stets bei tiergeographischen Untersuchungen eine hervorragende Rolle spielen, und eine Tiergeographie, welche die Säugetiere nicht genügend berücksichtigt, kann von vornherein als verfehlt bezeichnet werden. Ganz falsch aber wäre es, sich bei allen tiergeographischen und erdgeschichtlichen Fragen auf die Säugetiere beschränken zu wollen, schon deshalb, weil die Zahl der Säugetiere doch verhältnismäßig recht gering ist und es viele Inseln gibt, auf denen Säugetiere, mit Ausnahme einiger Flugsäuger, ganz fehlen. Verfehlt wäre es überhaupt, für die verschiedenen Tiergruppen mit verschiedenen Ausbreitungsmitteln je eine besondere Tiergeographie begründen zu wollen, die erdgeschichtlich auf die anderen Gruppen keine Rücksicht nimmt. Vielfach liefert, wie die Erfahrung lehrt, die Verbreitung artenreicher niederer Tiergruppen Gesichtspunkte, welche die Verbreitung anderer, weniger artenreicher Gruppen, auch die der Säugetiere, weniger klar oder gar nicht zum Ausdruck bringt. Die verschiedenen Tiergruppen müssen sich also gegenseitig ergänzen. Da eine Erdgeschichte der Verbreitung aller Gruppen zugrundeliegt, muß auch ein allgemeines einheitliches Verbreitungsbild erstrebt werden, das allen Tatsachen gerecht wird. Es schließt das natürlich

Digitized by Google

nicht aus, daß jeder Spezialforscher in seiner Spezialgruppe seine eingehenden Spezialuntersuchungen macht. Im Gegenteil muß sich gerade aus derartigen Spezialuntersuchungen die allgemeine Tiergeographie aufbauen.

Von der Geschwindigkeit der Ausbreitung einer Tierart wissen wir zur Zeit noch recht wenig, da man sich meist darauf beschränkte, die wenigen Fälle eines geringen Fortschreitens einzelner Tierarten (Vögel, Landmollusken) zu beobachten, ohne sich darüber klar zu sein, wieweit die Lebensbedingungen die Ausbreitung zulassen. Es sollten in dieser Richtung ausgedehnte Experimente, namentlich in Bezug auf Tierarten niederer Gruppen gemacht werden, indem man in einer Gegend, die von gewissen Tierarten nicht bewohnt wird, weil die geeigneten Lebensbedingungen fehlen, entsprechende Biotope schafft, indem man z. B. einen hinreichend umfangreichen Bestand einer im Gebiet einheimischen, in der Gegend aber nicht vorkommenden Pflanzenart anlegt und statistisch feststellt, in welcher Zeit sich die Pflanzen von den nächsten Orten ihres Vorkommens aus mit den entsprechenden phytophilen Tieren besiedeln. Nur ein derartiger Versuch scheint bisher vorzuliegen[1]): Eine Asselart *Philoscia muscorum sylvestris* kommt, wie (S. 27) bereits hervorgehoben wurde, nur auf dauernd sich feucht haltendem sehr sandigen Boden und deshalb fast nur auf Sandboden unter Gesträuch vor. Es wurden nun auf fast reinem Sande Weiden gepflanzt an einer Stelle, die 1 km weit von dem nächsten Orte des Vorkommens der Art entfernt war. Es zeigte sich, daß die Assel sich schon nach einem Jahre eingefunden hatte. In welcher Weise das neue Besiedlungsgebiet erreicht worden ist, wird in solchen Fällen allerdings meistens dunkel bleiben. Das Experiment ergibt lediglich die Schnelligkeit der Ausbreitung und beweist im vorliegenden Falle, daß sich ein Tier mit der geringen Ortsbewegung einer Assel seit der Eiszeit sicher schon des öfteren über ganz Deutschland hätte ausbreiten können, wenn geeignete Biotope nicht gar zu zerstreut vorkommen. Immerhin können sehr isoliert liegende Biotope auch inmitten eines Festlandes bisher unbesiedelt geblieben sein. So ist keineswegs sicher, daß das isoliert in der norddeutschen Ebene liegende sehr kalkreiche Gebiet von Rüdersdorf sich schon mit allen titanophilen Tieren Mitteleuropas, welche dort, den anderen ökologischen Faktoren, nach existieren können, besiedelt hat.

IV. Die vergleichende Biocönotik.

Nachdem der Leser im ersten Kapitel eine tierökologisch verwendbare Forschungsmethode, im zweiten Kapitel die bisher erkannten ökologischen Faktoren kennen gelernt hat und im dritten Kapitel auf die für verschiedene Tiergruppen verschiedenen Ausbreitungsmittel und Ausbreitungsschranken aufmerksam gemacht ist, kann er nun in irgend einer Gegend eine fruchtbringende ökologisch-tiergeographische Erforschung irgend einer Tiergruppe, in deren Formenkenntnis er schon hinreichend eingedrungen ist, beginnen. — Natürlich muß er, um allen ökologischen Faktoren, auch den organi-

[1]) Zool. Anz. Bd. 50, 1919, S. 211.

Digitized by Google

sehen, gerecht zu werden, mit den Tieren seiner Spezialgruppe auch die Tiere aller anderen Gruppen sammeln. Nur dann kann er die Stellung jeder Art seiner Gruppe im Haushalt der Natur sicher feststellen. Er wird also alle Tiere einsammeln und aufheben, um, wenn nötig, Arten anderer Gruppen später bestimmen, bzw. bestimmen lassen zu können. — Am vorteilhaftesten wird es sein, zunächst in einer Gegend statistisch verwendbare Fänge an den verschiedenen Biotopen zu gewinnen und diese Fänge mit einander und mit bereits veröffentlichten statistischen Fangergebnissen an anderen Orten[1]) zu vergleichen. Der Vergleich wird dann nicht nur ökologische, sondern zum Teil auch schon tiergeographische Resultate liefern. Auch wenn der angehende Forscher eine Forschungsreise zu machen gedenkt, sollte er zunächst in seiner Heimat eine derartige Voruntersuchung machen, weil erst der ökologische Vergleich zweier Faunen beide recht verstehen lehrt. Mit vergleichend ökologischen Untersuchungen sollte der Spezialist auch dann in seiner Heimat beginnen, wenn auf dem Spezialgebiet über die Tiere seiner Heimat bereits ältere Arbeiten vorliegen. Ist doch von früheren Sammlern die Ökologie meist sehr unvollkommen berücksichtigt worden. Namentlich sind tiergeographische Fragen selten auf ökologischer Grundlage behandelt. Oft ersieht man aus früheren Arbeiten nicht einmal, an welchen Biotopen die Arten gefunden sind, und doch ist dies äußerst wichtig, weil, wie wiederholt hervorgehoben wurde (z. B. S. 12), lokale Differenzen nicht selten sind. Ebenso ist aus den älteren Arbeiten die Häufigkeit fast nie mit der nötigen Sicherheit und Klarheit zu ersehen. Viele Tiergruppen sind in weiten Landesteilen, selbst Mitteleuropas, überhaupt noch nicht eingehend gesammelt worden, was zur Festlegung der Verbreitungsgrenzen oft sehr unangenehm empfunden wird. Wo bereits unter ökologischen Gesichtspunkten gesammelt wurde, lassen sich diese Gesichtspunkte gewöhnlich bedeutend erweitern. So liegen von Lepidopterologen schon sehr fleißige Arbeiten über die Nährpflanzen der Raupen vor. Dagegen haben die anderen ökologischen Faktoren noch wenig Beachtung gefunden (vgl. S. 41). Sind z. B. niedere Pflanzen als Nahrung angegeben, so wird sich statistisch meist ein Optimum erkennen lassen, das in verschiedenen Gegenden verschieden sein kann. Dann ist festzustellen, auf welchem Boden die besonders von dem Schmetterling zur Eiablage ausgewählten Pflanzen wachsen, ob sie sonnig oder schattig, an trockenen oder an feuchten, an kalkarmen oder an kalkreichen Orten stehen usw. Auch ist festzustellen, an welchen Orten der Schmetterling fliegt, ob er Blüten besucht und welche, zu welcher Tageszeit er besonders fliegt usw. Man sieht, daß noch sehr viel zu tun ist, bis die Stellung einer jeden Schmetterlingsart im Haushalt der Natur festgelegt ist. Diese Stellung aber müssen wir kennen, wenn wir tiergeographisch brauchbare Daten gewinnen wollen.

Die Grundlage, auf der wir zu einem Verstehen jeder einzelnen Tierart gelangen können, hat uns Möbius in seinem Begriff Biocönose geschaffen. Er nannte die Gesamtheit aller unter den gleichen physikalischen Verhältnissen zusammenlebenden Tier- und

[1]) **Über die Bodenbiotope eines Naturdenkmals, des Plagefenns bei Chorin, verglichen mit den Bodenbiotopen des Grunewalds bei Berlin, ist in der Zeitschrift „Beiträge zur Naturdenkmalpflege". Bd. 3, 1912, eine derartige Arbeit veröffentlicht, der Bestimmungstabellen aller gefundenen Tiere angefügt sind.**

Digitized by Google

Pflanzenarten, deren Individuenzahl zu jeder Fortpflanzungsperiode von den Organismen und physikalischen Lebensbedingungen des Wohnortes abhängig ist, eine Lebensgemeinde oder Biocönose[1]). — Da die sämtlichen Tiere und Pflanzen der Biocönose, d. i. die sämtlichen Bewohner eines Biotops mit einander in Wechselbeziehung stehen, darf keins fehlen, ohne daß der von Möbius schon angedeutete Gleichgewichtszustand gestört würde, und es läßt sich leicht zeigen, daß sich ein solcher Gleichgewichtszustand selbsttätig, d. i. durch Selbstregulierung dauernd erhalten muß[2]). — Vergleichen wir die verschiedenen Biocönosen einer Gegend in ihrer Gesamtheit mit einander, so wird sich, bei Berücksichtigung dessen, was wir an ökologischen Einzelheiten von jeder Tierart wissen, deren Stellung im Haushalt der Natur mit voller Klarheit ergeben.

Um uns dies zum Verständnis zu bringen, müssen wir uns zunächst etwas eingehender mit dem Begriff der Biocönose oder der Lebensgemeinschaft, wie man sie jetzt gewöhnlich mit einem deutschen Worte nennt, beschäftigen. Möbius ging aus von der Austernbank als Lebensgemeinschaft und hatte dabei alle Pflanzen und Tiere im Auge, die man auf der Austernbank findet. Zum vollen Verständnis dieser Lebensgemeinschaft müssen wir freilich auch einen Blick auf die Umgebung der Austernbank werfen. Die Austernbank ist nicht vollkommen von der Umwelt abgeschlossen. Sie wird umspült vom Meerwasser, und in diesem haben wir eine andere Lebensgemeinschaft, die Biocönose des Planktons vor uns. Die Tiere der Austernbank entnehmen einen sehr großen Teil ihrer Nahrung dem Plankton, sind also in weitgehendem Maße auf die Organismen einer anderen Biocönose angewiesen. Auch Fische gelangen, über den Boden hinstreichend, von außerhalb auf die Austernbank, und ebenso tauchen im Winter nordische Tauchenten (*Harelda* usw.) von der Wasseroberfläche hinab, gelangen also, da sie aus dem Norden kommen, aus geographisch weit entfernten Gegenden in unsere Biocönose. Mit allen diesen Faktoren muß gerechnet werden, wenn man eine Biocönose und die Stellung der einzelnen Glieder im Haushalt der Natur verstehen will. — Um auch alle Tiere mit größerer Ortsbewegung, sei dies nun eine aktive Bewegung oder eine passive, wie beim Plankton, einzuschließen, kann man die Biocönose auch weiter fassen und als Biocönose höherer Ordnung die sämtlichen Biocönosen des Meeres zusammenfassen. Ebenso kann man auf dem Lande einerseits den Baum als Lebensgemeinschaft betrachten, andererseits aber auch den Wald z. B. den Buchenwald, also eine Gesamtheit von Bäumen und anderen Pflanzen mit ihren sämtlichen Bewohnern, ja, sogar die verschiedenen Geländearten einer Gegend, da viele Tiere zur Nahrungssuche aus dem Walde auf das freie Feld gehen bzw. umgekehrt im Walde Schutz suchen. — Die höchste Stufe der Lebensgemeinschaft bleibt dann die gesamte Organismenwelt eines Landes, eines Tiergebietes, und selbst da findet ein Austausch statt durch den Zug der Vögel. — Die Lebensgemeinschaft in engster Auffassung entspricht dem Biotop in der oben gegebenen Fassung. Es sind also einerseits die grünen Teile einer bestimmten Pflanzenart, an-

[1]) K. Möbius, Die Austern und die Austernwirtschaft, Berlin 1877, S. 72—87.

[2]) F. Dahl, Anleitung zu zoologischen Beobachtungen, Leipzig 1910, S. 37 f.

Digitized by Google

dererseits der Stamm, die Wurzel, die Blüte, die Frucht usw. als Lebensgemeinschaft im engeren Sinne zu betrachten. — Das Ineinandergreifen der verschiedenen Biocönosen darf man sich keineswegs als regellos und unbeschränkt vorstellen. Wenn z. B. die Früchte einer Baumart einem Vogel, der von einem Walde zum anderen wechselt, zur Nahrung dienen, so ist damit noch keineswegs gesagt, daß der Vogel in allen Teilen des Waldes, wo die Früchte zu finden sind, sucht. Ein Vogel, der von einem Walde zum anderen streift, also gewiß beweglich genug ist, um alle Teile des Waldes absuchen zu können, sucht seine Nahrung oft nur am Waldboden oder nur an Baumzweigen. So fressen zwei Vögel des Bismarck-Archipels *Chalcophaps stephani* und *Macropygia carteretia* die Früchte derselben Baumart. Während aber *Chalcophaps* sie nur vom Boden aufliest, pflückt sie *Macropygia* nur vom Baum und würde, wie sich in einem ähnlichen Falle zeigen ließ, eher Hungers sterben, als daß er die Früchte der ungewohnten Stelle entnimmt. Wenn manche Tiere in der Gefangenschaft nicht fressen wollen, so mag das wohl immer daran liegen, daß man ihnen die Nahrung nicht in der Weise reicht, wie sie sie in der Natur suchen.

Will man die Stellung einer Tierart im Haushalt der Natur feststellen, so muß man von der Stellung der ganzen Gruppe ausgehen. Diese ergibt sich vielfach schon aus der Art des Vorkommens und aus dem Körperbau. So ist die Stellung im Naturhaushalt bei den Vögeln, ebenso wie bei manchen Insekten, schon in dem Flug begründet. Bei seiner Größe und dem großen Nahrungsbedürfnis muß der Vogel in ausgedehntem Maße den Standort, zum Teil auch den Biotop wechseln können. Viele Vögel, wie bei uns die Meisen (*Parus*) suchen ihre Nahrung fast ausschließlich an den Zweigen der Bäume und Sträucher, streichen aber von einem Baum zum andern. Manche Vögel sind auch auf spezielle Teile des Gezweigs angewiesen. So leben, besonders innerhalb der Tropen, manche Vögel ausschließlich in den höchsten Baumkronen. Bei ihnen findet man dann im Magen oft eine Mustersammlung von sehr seltenen Insekten, d. h. von Insekten, die man wegen ihres hohen Vorkommens selten zu Gesicht bekommt. Als Beispiel sei genannt eine im Bismarck-Archipel lebende Racke *Eurystomus crassirostris*.

Schon lange weiß man, daß fast niemals zwei Tiere, auch wenn sie nahe verwandt und einander sehr ähnlich sind, genau dieselbe Lebensweise führen, daß also auch fast niemals zwei Tierarten genau dieselbe Stellung im Naturhaushalt einnehmen. Recht klar zum Ausdruck gebracht wurde das wohl zum ersten Mal durch J. F. Naumann für die Vögel Deutschlands. Nehmen zwei Tierarten scheinbar genau dieselbe Stellung ein, so zeigt sich wenigstens, daß die geographische Verbreitung verschieden ist, daß es sich um „vikariierende Typen" handelt, deren Verbreitung nur mehr oder weniger übereinander übergreifen kann. — Neuerdings ist versucht worden, den Unterschied in der Lebensweise und damit die biocönotische Stellung durch tabellarische Übersichten recht klar zu legen[1]). — Die durchgehende,

[1]) F. Dahl, Die lungenatmenden Wirbeltiere Schleswig-Holsteins und deren Stellung im Haushalte der Natur, Kiel 1906 (erschienen seit 1894 in: „Die Heimat"). — Die Lycosiden oder Wolfspinnen Deutschlands und ihre Stellung im Haushalte der Natur in: Nova Acta. Halle 1908, Bd. 88, Nr. 3 und Die Asseln oder Isopoden Deutschlands, Jena 1916.

Digitized by Google

gleichsam gesetzmäßig sich zeigende Erscheinung, daß jede Tierart eine bestimmte Stelle in dem ganzen Getriebe einnimmt, also gewissermaßen einem Rad in einer Maschine gleichkommt, läßt mit Sicherheit erkennen, daß die Arten nicht unabhängig von der Außenwelt, durch innere Ursachen entstanden sein können, wie die Anhänger der CHAMBERS-NÄGELI'schen Abstammungslehre[1]) wollen. Die durchgehende Harmonie kann wohl nur durch gegenseitige Anpassung entstanden sein, wenn man nicht einen wunderbaren Zufall annehmen will, wozu aber kein zwingender Grund vorliegt. — Wie die Anpassung entstanden sein kann, auf diese Frage werden wir später noch wieder zurückkommen.

Klärt uns schon der Vergleich der Biocönosen eines Landes, verbunden mit dem Vergleich der Lebensweise der einzelnen Glieder dieser Biocönosen über die Stellung der einzelnen Arten im Haushalt der Natur auf, so wird dieses Ziel in noch weit höherem Maße erreicht, wenn wir zugleich die einander entsprechenden Biocönosen zweier möglichst verschiedenen Faunen ökologisch mit einander vergleichen[2]). Als Beispiele mögen hier einige Vergleiche gezogen werden zwischen der Fauna des Bismarck-Archipels[3]), als eines Landes mit gleichmäßigem tropischen Inselklima, und der Fauna Mitteleuropas, als eines Landes mit gemäßigtem Festlandklima, mit Wechsel zwischen Sommer und Winter. Ganz besonders seien bei diesen Vergleichen die Vögel berücksichtigt, weil deren Lebensweise am besten erforscht ist. Bekannt ist, daß Spechte (*Picidae*) dem ganzen australischen Gebiet, auch dem Bismarck-Archipel, vollkommen fehlen, und die Frage liegt nahe, ob denn die im Innern der holzigen Teile der Pflanzen lebenden Insektenlarven in jenem Gebiet gar keine Feinde unter den Vögeln besitzen. — Die Untersuchung von Vogelmägen im Bismarck-Archipel hat ergeben, daß es dort allerdings einen Vogel gibt, der Holzbohrer frißt: In dem Magen eines der dort so zahlreichen Papageien, des *Lorius hypoenochrous* wurden nur Insektenlarven, untermischt mit feinen Holzteilchen, gefunden, im Gegensatz zu allen anderen Papageien, welche ausschließlich auf vegetabilische Nahrung angewiesen sind. Die Untersuchung der Larven ergab, daß es, wenigstens zum Teil, Raupen von Aegeriiden (Sesien) waren, die bekanntlich in den holzigen Teilen von Pflanzen leben. Wie die Spechte mittels ihres Meißelschnabels zu den im Holze lebenden Larven gelangen, so der Papagei mittels seines Zangenschnabels. Daß der Papagei unsere Spechte nur in sehr unvollkommener Weise ökologisch ersetzen kann, liegt freilich auf der Hand. Mit seinem Schnabel kann er doch höchstens einen dickeren Zweig zerbeißen, während die Spechte bisweilen tiefe Löcher in die Stämme meißeln. — Der Vergleich der beiden Faunen ergibt aber noch viele andere bemerkenswerte Gegensätze: Sehr zahlreich sind im Bismarck-Archipel die Vogelarten vertreten, die ausschließlich oder fast ausschließlich auf Baumfrüchte und zwar meist auf größere, fleischige Früchte, wie es etwa unsere wildwachsenden Äpfel und Birnen sind, angewiesen sind. Es gehören dahin der Kasuar, zahlreiche große Tauben und Papa-

[1]) Naturw. Wochenschr. N. F. Bd. 5, Jena 1906, S. 301 u. 703 f.

[2]) Die Ziele der vergleichenden „Ethologie" in: Verh. d. V. internat. Zool.-Congr., Berlin 1901, S. 296–300.

[3]) Das Leben der Vögel auf den Bismarckinseln in: Mitt. a. d. zool. Mus., Bd. 1, Hft. 3, Berlin 1899, S. 107–222.

Digitized by Google

geien, der Nashornvogel (*Rhytidoceros*), ein Kuckuckvogel (*Scythrops*), ein Stachelbürzler (*Graucalus sublineatus*) und die Glanzstare (*Mino*, *Calornis*). Allen diesen hat unsere Fauna nichts gleichwertiges gegenüberzustellen, und zwar einfach deshalb nicht, weil große fleischige Baumfrüchte bei uns nur sehr kurze Zeit im Jahre genießbar zu finden sind. — Dann hat der Bismarck-Archipel mehrere Vögel, einige Papageien, wie die *Charmosyna-* und *Trichoglossus*-Arten und einen Webervogel *Munia spectabilis*, welche sich ausschließlich von Pollen nähren. Auch diese fehlen bei uns, und auch das ergibt sich sehr einfach aus den abweichenden Lebensbedingungen: Schon im Juli sind blühende Bäume und Gräser, welche Pollenfresser ernähren könnten, bei uns selten. Die Zeit würde also auch für pollenfressende Zugvögel bei uns zu kurz sein. Ebenso würde sich bei uns auch ein Zugvogel kaum ausschließlich von erhärtetem Baumsaft nähren können, wie im Bismarck-Archipel ein kleiner Papagei, *Nasiterna*. — An Vögeln, die zum Teil Pflanzenstoffe, zum Teil tierische Stoffe fressen, ist andererseits das Land mit gemäßigtem Klima dem Lande mit tropischem Klima weit überlegen. Im Bismarck-Archipel gehören dahin nur der Kasuar, drei Hühnervögel (*Turnix*, *Megapodius* und *Excalfactoria*), ein Drongo (*Dicrurus*), eine Krähe (*Corvus orru*), ein elstergroßer Vogel, *Philemon*, ein kleiner Brillenvogel (*Zosterops*) und ein kleiner sogenannter Blütenpicker (*Dicaeum*). Dieser kleinen Zahl steht die sehr große Zahl unserer Sperlingsvögel (*Passeriformes*) gegenüber, die fast alle Tier- und Pflanzenstoffe fressen. Hier erkennt man klar, daß die Doppelnahrung, besonders der Wechsel der Nahrung während der Brutpflege, ein Äquivalent des gemäßigten Klimas ist: Im Frühling und Vorsommer sind bei uns Insekten sehr reichlich vertreten, Beeren und Sämereien spärlich. Später ist es umgekehrt. Der Wechsel der Nahrung ergibt sich also bei uns als äußerst naheliegend, während beim insularen Tropenklima gar kein Grund für einen solchen Wechsel vorliegt. — An Vögeln, die ausschließlich fliegende Tiere fangen, ist das Tropenklima bedeutend reicher als unser gemäßigtes Klima. Im Bismarck-Archipel verteilen sich die 20 Arten auf acht Familien, die *Falconidae*, *Meropidae*, *Coraciidae* (*Eurystomus*), *Caprimulgidae*, *Macropterygidae*, *Hirundinidae*, *Muscicapidae* und *Artamidae*, von denen nur vier in Mitteleuropa häufige, nur fliegend fangende, Vertreter besitzen. Im Einklang mit diesem Unterschied ließ sich mittels Köderfänge nachweisen, daß der Reichtum an fliegenden Insekten im Bismarck-Archipel etwa 35 mal so groß ist als in unserem gemäßigten Mitteleuropa. — Sehr zahlreich sind im Bismarck-Archipel, mit unserer Fauna verglichen, die Vögel vertreten, welche sich vorwiegend von nicht oder selten fliegenden größeren Insekten nähren. Auch dieses Verhältnis ergibt sich zwangslos aus der größeren Zahl großer Insekten in den Tropen. Klein dagegen ist in den Tropen die Zahl derjenigen Vögel, welche sich vorwiegend von nicht oder selten fliegenden kleinen Insekten nähren. Im gemäßigten Mitteleuropa gehören dahin die Grasmücken (*Sylvia*), die Laubsänger (*Phylloscopus*), die Rohrsänger (*Acrocephalus*), die Goldhähnchen (*Regulus*), die Baumläufer (*Certhia*), der Zaunkönig (*Anorthura*), die Meisen (*Parus*) und viele andere Gattungen mit ihren zahlreichen Arten, die sämtlich im Bismarck-Archipel keine ökologisch ihnen vollkommen entsprechenden Vertreter haben. Am nächsten stehen ihnen ökologisch noch die Brillenvögel (*Zosterops*),

Digitized by Google

die sogenannten Honigfresser (*Myzomela*) und Blumensauger (*Cinnyris*), (die keinen Honig genießen und ihren deutschen Namen zu Unrecht tragen), die sogen. Blütenpicker (*Dicaeum*) und der kleine Schneidervogel (*Cisticola*). Im Bismarck-Archipel sind diese Gattungen zusammen mit nur acht Arten vertreten, also den Mitteleuropäern gegenüber in sehr geringer Zahl. Dabei unterscheiden sie sich von den genannten Mitteleuropäern ökologisch durchweg dadurch, daß ihre Hauptnahrung in kleinen Spinnen besteht. In zusammen 34 Mageninhalten wurden Teile von etwa 58 Spinnen erkannt neben Teilen von 14 kleinen Raupen, 15 Dipteren, 6 Ameisen (nur einem Arbeiter), 7 andern Hymenopteren, 2 Käfern, einer Zikade, einer Schildlaus und einer Lepidoptere. Der Grund dieses Vorwaltens der Spinnen ergibt sich wieder sehr einfach daraus, daß kleine, nicht fliegende Insekten, abgesehen von den Ameisen, im Bismarck-Archipel verhältnismäßig wenig zahlreich vertreten sind. Kleine Spinnen können trotzdem in großer Zahl ihre Beute machen, weil sie sich vorwiegend von fliegenden Insekten nähren, die, wie schon erwähnt, dort sehr zahlreich vorkommen, auch in kleinen Formen. — Lerchenartig lebende Vögel fehlen im Bismarck-Archipel schon deshalb, weil das offene Gelände dort überall mit einem sehr hohen dichten schilfartigen Grase, dem Alang-Alang, bewachsen ist, zwischen dem eine Lerche kaum ihrer Nahrung nachgehen könnte. Das Alang-Alang machte auch Aasfressern, wie die Geier es sind, die Existenz unmöglich, weil diese ein verreckendes Wirbeltier in dem hohen Grase kaum finden würden. Aasfresser aus der Gruppe der Insekten aber sind nicht selten, weil diese ihre Nahrung mittels ihres Geruchssinnes suchen, zum Teil auch, wie die Ameisen, den Boden gleichmäßig bevölkern. — Ökologisch etwa gleichwertig vertreten sind, trotz vieler kleinen Abweichungen, in den beiden genannten Faunen die Hühnervögel. — Auch die Kuckucke, die besonders von anderen Vögeln gemiedene Insekten fressen, sind in beiden Faunen etwa gleichwertig. — Ebenso entsprechen die Stelzvögel (*Grallae*) beider Faunen in ziemlich weitgehendem Maße einander. Nur sind sie wegen des Mangels geeigneter Sümpfe im Bismarck-Archipel auf die Meeresufer beschränkt. Am Meeresufer aber teilen vielfach Eisvögel (*Alcedinidae*) mit ihnen die Nahrung, da der Wald vielfach fast bis zum Wasserrande reicht und dadurch für die Eisvögel trockene Zweige als Sitz zum Ausspähen gegeben sind. — Schwimmvögel treten im Bismarck-Archipel, wegen des fast völligen Mangels süßer Gewässer, sehr zurück. Nur die Seeschwalben (*Sternidae*) sind auf dem Meere, namentlich in den Buchten reich vertreten, ohne allerdings im Bismarck-Archipel zu brüten.

Aus dem ökologischen Vergleich der beiden Faunen ersieht man also, daß im allgemeinen auf beiden Seiten jede Tierfamilie soweit vertreten ist, wie dies die ökologischen Verhältnisse zulassen. — Ist für eine Tiergruppe in einem Faunengebiet ökologisch kein Raum, kein Biotop vorhanden, so wäre es müßig, erdgeschichtliche Betrachtungen darüber anzustellen, warum sie fehlt, wie es bisher vielfach von Faunisten, die ohne ökologische Gesichtspunkte an tiergeographische Fragen herantraten, geschehen ist. — Im einzelnen kommen aber freilich Ausnahmen von der allgemeinen Regel, daß alle Biotope vollwertig besetzt sind, vor. Auf eine dieser Ausnahmen wurde oben (S. 60) bereits hingewiesen: Wir sahen, daß die Spechte im Bismarck-

Digitized by Google

Archipel nicht vollkommen durch den Papagei *Lorius hypoenochrous* ersetzt sind. Ebenso muß im hohen Grade auffallen, daß unsere zahlreichen Finkenvögel (*Fringillidae*), soweit sie Körnerfresser sind, auf Neu-Pommern nur durch einen einzigen, freilich recht häufigen Weber *Munia melaena* vertreten sind, obgleich doch Körner in reicher Menge vorhanden sind, Hühner und Mäuse aber keineswegs häufiger sind als in Mitteleuropa. Hier klafft also offenbar wieder eine ökologische Lücke. — Eine weitere ökologische Lücke, gleichfalls in der Fauna des Bismarck-Archipels, kommt darin zum Ausdruck, daß Raubvögel, die sich von den vielen Vögeln des Bismarck-Archipels, namentlich den vielen wehrlosen Tauben usw. nähren könnten, dort vollkommen fehlen. Ein Vogel wie unser Habicht und Sperber (*Astur* und *Accipiter*) und wie manche unserer Falken (*Falco peregrinus, aesalon* und *subbuteo*) würde dort dauernd reiche Beute machen können. Aber der einzige dort häufige Habicht (*Astur dampieri*) ist zu ungeschickt, um Vögel im Fluge erhaschen zu können, er nährt sich fast ausschließlich von den dort (allerdings äußerst häufigen) Eidechsen (*Lygosoma*) und ein dortiger kleiner Falke (*Falco severus*) fängt scheinbar ausschließlich fliegende Insekten. — Auffallen muß ferner, daß im Bismarck-Archipel bei dem außerordentlichen Reichtum an Ameisen eigentlich nicht ein einziger spezieller Ameisenfresser vorhanden ist, wie man ihn sonst in allen ameisenreichen Tropenländern antrifft und schon auf Neu-Guinea in Gestalt eines Ameisenigels (*Echidna*) findet. Nur ein Vogel ist im Bismarck-Archipel vorhanden, den man als echten Ameisenfresser bezeichnen kann, aber gerade dieser Vogel, *Megalurus macrurus*, kommt normal scheinbar nur auf der kleinen Insel Uatom vor. Sieht man von diesem Vogel ab, so wurden in 280 Vogelmägen des Bismarck-Archipels im ganzen nur 12 Ameisenarbeiter sicher als solche erkannt[1]). — Geschlechtstiere waren allerdings in den Vogelmägen zahlreich vertreten, aber auch noch keineswegs so zahlreich wie man nach der Häufigkeit der Ameisen im Bismarck-Archipel erwarten sollte. Es ließ sich nämlich durch Köderfänge, bei denen Ameisenstraßen und Ameisennester sorgfältig gemieden wurden, feststellen, daß der Reichtum an Ameisenarbeitern im Bismarck-Archipel etwa 30mal so groß ist als in Norddeutschland[2]). Damit drängt sich uns die Frage auf, wie es ökologisch zu erklären ist, daß es in Mitteleuropa so wenige Ameisen gibt. Man wird antworten: „weil die Temperaturverhältnisse in Mitteleuropa für Ameisen zu ungünstig sind", und diese Antwort ist gewiß nicht ganz unberechtigt. Zunächst fallen für Mitteleuropa alle vollkommen auf Bäumen lebenden Arten, die in den Tropen etwa die Hälfte ausmachen mögen, fort, da im Winter bei uns ein Ameisenleben auf Bäumen unmöglich ist. Aber auch nach Abzug der Baumbewohner bleibt jene Tropenfauna noch 15mal so reich. Die Armut der Fauna des gemäßigten Gebietes bleibt also unerklärt. Wenn sich überhaupt Ameisenarten an das gemäßigte Klima anpassen konnten, warum sind diese im gemäßigten Gebiet soviel weniger individuenreich vertreten als unter jenem Tropenklima? Die Ameisen müssen in dem gemäßigten Gebiet doch wohl irgendwie anders ersetzt sein. Und das ist tatsächlich der Fall: Macht man in Mitteleuropa einen Fang unter Steinen, so wird man

---

[1]) Naturw. Wochenschr. N. F. Bd. 20, 1921. S. 72ff.
[2]) Das Leben der Ameisen im Bismarck-Archipel in: Mitt. a. d. zool. Museum Berlin, Bd. 2, 1901, S. 53ff.

Digitized by Google

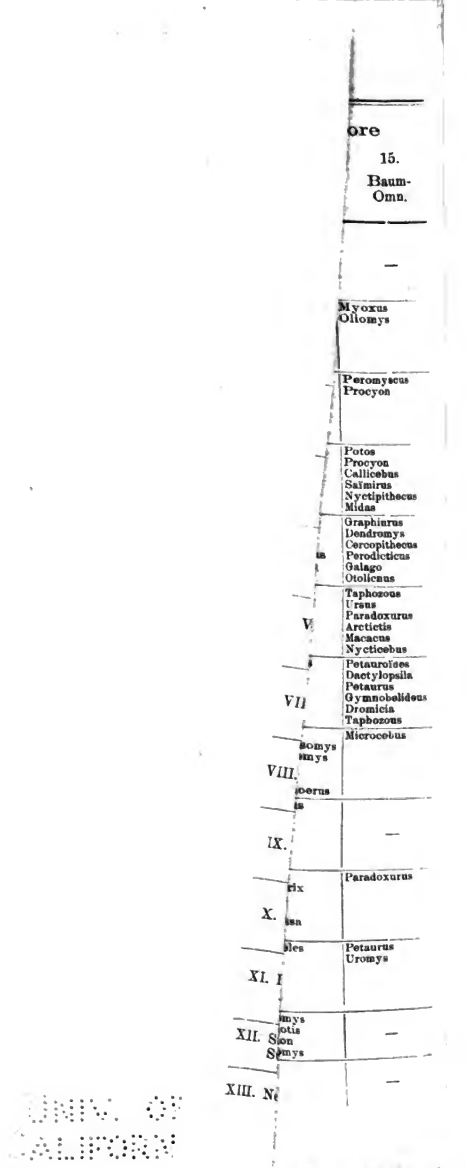
in diesem Fange Laufkäfer (*Carabidae*) selten ganz vermissen, meist werden diese in großer Zahl vertreten sein. Anders im Bismarck-Archipel oder in einem andern Tropenlande, etwa in Brasilien: Fängt man dort genau die gleiche Zeit unter Steinen, so wird man fast nie einen Laufkäfer bekommen, dafür aber umso zahlreichere Ameisen, durchschnittlich weit mehr als bei uns. Dem Coleopterologen, der in den Tropen sammelt und beim Sammeln nachdenkt, muß dieser Unterschied sofort in die Augen fallen. Er muß erkennen, daß in den Tropen für Laufkäfer eigentlich gar kein Raum ist. — Macht man in Mitteleuropa einen Fang von Tieren, die bei Sonnenschein frei am Boden umherlaufen, so wird man fast immer zahlreiche Wolfspinnen, besonders Arten der Gattung *Lycosa*, bekommen. — Macht man in den Tropen, etwa im Bismarck-Archipel, ebensolche Fänge von gleicher Dauer, so wird man selten einige Lycosiden bekommen[1]), dafür aber umsomehr Ameisen. — Nun nähren sich aber die Lycosiden vorwiegend von nichtfliegenden Insekten und ebenso fressen die meisten Laufkäfer vorwiegend nichtfliegende niedere Tiere. Dasselbe gilt aber für die meisten Ameisen. Auch sie sind in hohem Maße auf nicht fliegende niedere Tiere angewiesen, sind also den Wolfspinnen und Laufkäfern schlimme Konkurrenten und es fragt sich, welche der drei Tiergruppen bei der Konkurrenz den Sieg davonträgt. In den Tropen sind die Ameisen als sehr thermophile Tiere die Sieger, im gemäßigten Gebiet aber sind ihnen die Lycosiden und die Carabiden gewachsen. Es erklärt sich also das starke Zurücktreten der Carabiden in den Tropen und ihr Vorwalten in den gemäßigten Gebieten nördlich und südlich von der Tropenzone, das den Coleopterologen soviel Kopfzerbrechen bereitet hat, in der allereinfachsten Weise. Ein Coleopterologe hat, nur um dieses Rätsel zu lösen, sogar die Hypothese aufgestellt, daß die ganze Tropenzone der Erde einmal Wüste gewesen sein müsse. — Dieses Beispiel, dem man zahlreiche andere anfügen könnte, zeigt klar, daß der Spezialist sich beim Sammeln und Forschen niemals ganz auf seine Spezialgruppe beschränken sollte. Er sollte stets biocönotische Massenfänge machen und alles mit den Tieren seiner Gruppe vergleichend in Beziehung bringen. Erst dann kann er sich, unter ökologischen Ausblicken, der eingehenden Erforschung seiner Spezialgruppe mit Verständnis zuwenden.

Vergleicht man in einem Gebirge die Fauna verschiedener Höhen ökologisch mit einander, so zeigt sich das allgemeine Gesetz, daß die Zahl der Tierarten mit zunehmender Höhe abnimmt. Von den Tierarten der Ebene verschwindet eine nach der andern und neue Arten treten auf, aber durchweg in geringerer Zahl als diejenigen, welche schwinden. Die Änderung der Fauna hat darin ihren Grund, daß die ökologischen Faktoren, daß die Biotope sich ändern. Besonders ist es, wie schon oben (S. 24) gezeigt werden konnte, die nach oben sinkende Temperatur, die fast allen Änderungen, auch der Änderung der Flora, zugrunde liegt. Die auffallendste Änderung der Fauna zeigt sich an der Grenze des Baumwuchses und dann wieder an der Grenze des Phanerogamenwuchses. Alle skiophilen Tierarten müssen an der Baumgrenze verschwinden. Nur wenige der überhaupt auf Bäume angewiesenen Tierarten steigen über die Baumgrenze hinaus, um (schon von etwa 1000 m Höhe ab) ihre Lebensweise insoweit zu ändern,

[1]) **Nova Acta Halle, Bd. 88, Nr. 3, S. 235 f.**

Digitized by Google

Digitized by Google



UNIV. OF
CALIFORN
Digitized by Google

daß sie auch im offenen Gelände vorkommen. Es gehört dahin z. B. unsere gemeine Kreuzspinne, *Aranea diadema*. — Sehr ähnliche Änderungen der Biocönosen, wie im Gebirge mit zunehmender Höhe, beobachten wir, wenn wir von unserm gemäßigten Klima aus gegen den Pol vorgehen. Auch da nimmt die Zahl der Tierarten stetig ab, teils weil die von ihnen verlangten Biotope fehlen, teils weil unter den ungünstigeren Temperaturverhältnissen die Spezialisierung weniger weit fortgeschritten ist. — Daß der geringere Grad der Spezialisierung besonders auf die ungünstigeren Temperaturverhältnisse zurückzuführen ist, zeigt uns besonders deutlich das Meeresplankton. Im offenen Ozean ändert sich nämlich außer der Temperatur und dem größeren Wechsel der Temperatur in Sommer und Winter allenfalls noch die Belichtung ein wenig. Aber trotz dieser geringen Änderungen ist das Plankton der höheren Breiten weit artenärmer als das Plankton der gemäßigten Gebiete. Und andererseits wird das Plankton noch weit artenreicher als in unsern Breiten, wenn wir uns den Subtropen oder gar den Tropen zuwenden. Ganze Familien treten neu auf, die das gemäßigte Klima nicht kennt. — Dasselbe gilt genau ebenso für die Litoralfauna und für die Landfauna, wenn es auf dem Lande oft auch weniger klar zutage tritt. Auch da gibt es ganze Formenkreise, die nur den Tropen eigen sind. Ein großer Formenreichtum ist also nach unseren Erfahrungen, die wir an der heute lebenden Tierwelt machen, ein sicheres Zeichen für günstige Temperaturverhältnisse und er war es unzweifelhaft in den früheren Erdperioden noch weit mehr; denn die Spezialisierung ist dauernd fortgeschritten, war früher also im allgemeinen geringer als heute. Der große Formenreichtum in den Tertiärablagerungen Mitteleuropas ist also für den Ökologen ein sicherer Beweis dafür, daß das Klima in Mitteleuropa früher ein günstigeres, ein tropisches oder doch wenigstens ein subtropisches war. Hinzu kommt zu dem Formenreichtum als weiteres Argument die Tatsache, daß früher in Mitteleuropa Formengruppen vorhanden waren, die wir jetzt ausschließlich in den Tropen finden.

Jeder Biotop kann, auch unter der weitgehenden Spezialisierung der Tropen, nur eine beschränkte Zahl von Tierarten beherbergen. Nennen wir die Stellen, welche die einzelnen Tierarten im Haushalt der Natur innerhalb ihres Biotops einnehmen, „Zootope", so stellt die Zahl der Zootope, welche ein Biotop in den bedeutendsten noch von Tieren bewohnten Gebirgshöhen und ebenso in den polnahen Breiten erkennen läßt, ein Minimum dar, die Zahl der Zootope in den äquatorialen Biotopen ein Maximum, und da die Zahl der Zootope innerhalb eines Biotops besonders durch die Temperaturverhältnisse gegeben ist, besitzt sie innerhalb der einzelnen Temperaturzonen der Erde und der entsprechenden Höhenregionen der Gebirge, wenn der Biotop sich unbeschränkt mit Tieren bevölkern kann, eine ziemlich konstante Größe. Ist ein Biotop aber durch Ausbreitungsschranken (S. 51 f.) irgendwie von der Umwelt abgeschlossen, so ist die Möglichkeit gegeben, daß diese Zahl nicht erreicht wird. Man kann dann von dem Biotop sagen, daß er unvollkommen oder lückenhaft besetzt ist, während er bei unbeschränktem Tieraustausch als vollbesetzt gelten kann. Kommen z. B. auf einer isoliert im Ozean liegenden Insel keine Säugetiere vor, wiewohl Säugetiere, den bestehenden ökologischen Faktoren nach, auf der Insel sehr wohl leben und sich dauernd erhalten könnten, so sind die Biotope der Insel unvollkommen

Digitized by Google

besetzt. Eine sorgfältige vergleichend-biocönotische Untersuchung wird in allen Fällen ergeben, ob die Biotope vollwertig besetzt sind oder nicht und gibt uns damit ein Mittel an die Hand, festzustellen, ob und wieweit ein unbeschränkter Austausch von Tieren stattgefunden hat.

Da ausreichende auf alle Tiergruppen sich erstreckende ökologische Untersuchungen von den allerwenigsten Punkten der Erdoberfläche vorliegen, wollen wir uns hier den Säugetieren etwas eingehender zuwenden, die sich, wie oben (S. 55) schon hervorgehoben wurde, aus verschiedenen Gründen ganz besonders für tiergeographische Forschungen eignen, und die auch tatsächlich oft und mit Erfolg in den Vordergrund gestellt sind[1]). Wie über die Faunistik, Systematik und Paläontologie, so sind wir auch über die Lebensweise der Säugetiere verhältnismäßig gut unterrichtet. Wichtig ist besonders, daß man die allermeisten schon in der Gefangenschaft zu halten versucht hat und deshalb ihre Nahrung verhältnismäßig gut kennt. — Die zur Zeit vorliegenden Forschungsresultate ergeben, daß viele Inseln in den verschiedenen Teilen der Erdoberfläche biocönotisch vollwertig mit Säugetieren bevölkert sind. Wir dürfen in diesen Fällen mit Sicherheit annehmen, daß diese Inseln einmal mit dem Festlande in Verbindung standen. Es gehören dahin u. a. die britischen Inseln, die Insel Trinidad, nahe der Küste von Venezuela, die Insel Fernando Po, vor der Westküste Afrikas, die Insel Ceylon an der Küste Vorderindiens und die Insel Hainan an der Küste Chinas. Auch zwei große Inseln bei Neu-Holland, Neu-Guinea im Norden und Tasmanien im Süden können wir dahin rechnen, wenn wir Neu-Holland als Festland gelten lassen. — Andere Inseln besitzen, abgesehen von Fledermäusen und von Ratten und Mäusen, die sicher durch den Menschen eingeschleppt sind, keine Säugetiere, wiewohl die Vegetation recht üppig ist, so daß Säugetiere verschiedener Art sehr wohl existieren könnten. Von diesen Inseln müssen wir annehmen, daß sie, solange es Säugetiere auf der Erde gibt, nicht mit dem Festlande in Verbindung standen. Wären Säugetiere vorhanden gewesen und ausgestorben, wofür sich allerdings kaum ein Grund angeben ließe, so müßten wenigstens Knochenreste zu finden sein. Als Inseln dieser Art seien genannt die polynesischen Inseln, die Galapagos-Inseln und Bermuda.

Um uns völlig darüber klar zu werden, was wir als „vollwertig mit Säugetieren besetzt" zu betrachten haben, wollen wir eine Anzahl von Punkten der Erdoberfläche unter alleiniger Berücksichtigung der Säugetiere vergleichend biocönotisch bzw. vergleichend ökologisch einander gegenüberstellen. Der Übersichtlichkeit wegen sei dazu die Form einer Tabelle gewählt (S. 64 a). Die Tabelle ist nach folgenden Grundsätzen hergestellt: 1. Die Namen und die Verbreitung der Gattungen sind nach der neuen Auflage des bekannten Säugetierkatalogs von Trouessart (Suppl. Berlin 1904) gegeben und für die Lebensweise ist die neueste Auflage von Brehms Tierleben in ausgedehntem Maße benutzt. 2. Die Gattungen sind zusammengestellt nach der Lebensweise, soweit wir diese, wenigstens bei einzelnen Arten derselben, nach Beobachtungen in der Natur kennen. Oft mußte

[1]) Vgl. R. Lydekker, Die geographische Verbreitung und geologische Entwicklung der Säugetiere, Jena 1897.

Digitized by Google

aber mehr oder weniger aus dem Bau auf die Lebensweise geschlossen werden. Besonders war für die Übersicht, wie man sieht, die Nahrung maßgebend, die verhältnismäßig gut bekannt ist. 3. Zeigten sich bei den Arten der Gattungen Differenzen in der Lebensweise, so wurde die Stellung der Gattung in der Tabelle so gewählt, daß diese wenigstens der Mehrzahl der Arten gerecht wird. Tiere, die außer Früchten nur gelegentlich einmal tierische Nahrung zu sich nehmen, wurden als Fruchtfresser behandelt. Nur wenn regelmäßig sowohl pflanzliche als auch tierische Stoffe in nennenswerter Menge aufgenommen werden, wurden sie als omnivor betrachtet. Ein geringes Übergreifen der Verbreitung einzelner Arten über das Hauptverbreitungsgebiet der Gattung blieb oft unberücksichtigt. 4. In den Rubriken sind, wie man aus der Tabelle ersieht, höchstens sechs Gattungen genannt worden, auch wenn mehr hineingehören, weil mit sechs Gattungen die Gruppe sicher als ökologisch vollwertig vertreten gelten kann. Sind weniger als sechs Gattungen genannt, so ist (nach unserer augenblicklichen Kenntnis) die volle Zahl gegeben worden. — Aus einer derartigen nach ökologischen Gesichtspunkten zusammengestellten Tabelle können wir sehr viel lernen.

Beginnen wir mit der Fauna Afrikas: — In der Tabelle ist unter V alles zusammengezogen, was an Säugetieren das Festland Afrikas von der Sahara bis zum Kap bewohnt. Wie man sieht, sind alle ökologischen Gruppen vertreten, acht Gruppen sogar mit sechs oder mehr als sechs Gattungen. Das trifft, wie die Tabelle zeigt, sonst nur noch für Südamerika zu, und in der Tat ist Afrika eins der formenreichsten, ja, wohl das formenreichste Tiergebiet der Erde. In Afrika kommt sogar eine ökologische Säugetiergruppe vor, für welche alle anderen Tiergebiete der Erde kein Äquivalent besitzen, eine Gruppe, die sich nicht wohl in unsere Tabelle eingliedern läßt, die Familie der Nilpferde, *Hippopotamidae*. Die Nilpferde waren zur Pleistozänzeit freilich weiter verbreitet, kamen nach Norden bis England, nach Nordosten bis Birma (und Java) und nach Osten bis Madagaskar vor. Niemals aber waren sie, wie andere jetzt afrikanisch-indische Säugetiergruppen, über den ganzen Norden der alten Welt verbreitet, drangen niemals so weit nach Norden und Nordosten vor, daß sie nach Nordamerika übertreten konnten. — Der große Formenreichtum der afrikanischen Tierwelt, der in anderen Tiergruppen in ähnlicher Weise zum Ausdruck gelangt, wie bei den Säugetieren, ist zum Teil offenbar darauf zurückzuführen, daß sehr verschiedene Lebensbedingungen vorkommen. Wie die beigegebene Verbreitungskarte II zeigt, gibt es dort Regenwald, Steppe, Wüste und höhere Gebirge, größere Binnenseen und große Flüsse. Es fehlt also nichts, was zur Differenzierung der Formen Anlaß geben konnte. Zudem sind die Temperaturverhältnisse für das Tierleben äußerst günstig, da der allergrößte Teil innerhalb der Wendekreise liegt. Trotzdem würde, wie wir noch sehen werden, der Formenreichtum nicht ein so gewaltiger sein, wenn Afrika nicht sehr lange mit dem Hauptfestlandkomplex der Erde in engem Konnex geblieben wäre.

Als zweitem Tiergebiet, das dem afrikanischen ökologisch annähernd gleichwertig ist, wenden wir uns dann dem südamerikanischen Tiergebiet zu und zwar zunächst mit Ausschluß des südlichsten Teiles und der Antillen (IV). Auffallen muß in diesem Tiergebiet die geringe

Digitized by Google

Zahl der größeren Bodenblattfresser, die in der Tabelle als Rasenfresser bezeichnet sind. Verständlich wird die geringe Zahl von Gattungen der Huftiere, im Vergleich mit Afrika, wenn wir die Huftiere der früheren Formationen berücksichtigen. Es zeigt sich nämlich, daß sich die jetzt in Südamerika vertretenen Huftiere nur noch in den dortigen Pleistozänschichten finden. Sie sind also erst in der jüngsten Tertiärzeit, wohl im Anfang der Pliozänzeit, eingewandert und hatten seitdem nur wenig Zeit, sich durch Spezialanpassung in Gattungen zu spalten. Es fehlten vor dieser Einwanderung Huftiere in Südamerika keineswegs, und zu den früheren Huftieren kamen als große am Boden lebende Pflanzenfresser die Erdfaultiere (*Megalotherium* usw.) hinzu. Wir dürfen in der geringen Zahl der Rasenfresser also keineswegs einen Inselcharakter erkennen wollen. Die Huftiere, welche vor den jetzt lebenden Vertretern dort vorkamen, weichen im Bau so bedeutend von den Artiodaktylen und den Perissodaktylen ab, daß man für sie besondere Ordnungen (*Litopterna*, *Astrapotheria* usw.) aufgestellt hat. Die letzten von diesen Ureinwohnern lebten noch im Pleistozän, sind dann aber alle ausgestorben, und wir können uns das nicht wohl anders erklären als damit, daß sie der Konkurrenz der in der jüngeren Tertiärzeit eingedrungenen, jetzt noch vorhandenen Huftiere nicht gewachsen waren. — Das Eindringen höherstehender Huftiere, offenbar aus Nordamerika, erst in der jüngeren Tertiärzeit und damit verbunden das Aussterben der Ureinwohner unter den Huftieren läßt sich wieder nur damit erklären, daß zu dieser geologischen Zeit die Verbindung der früher durch einen Meeresarm getrennten beiden Kontinente eintrat, und damit stehen auch die andern geologischen Tatsachen, das Vorkommen von Meeresablagerungen, in Einklang. Wir haben hier also, Afrika gegenüber, den Fall vor uns, daß durch einen Wechsel der Landverbindung die Fauna an Formenreichtum abgenommen hat. — Zu den Huftieren, die in der älteren Tertiärzeit in Südamerika fehlten, in der Pleistozänzeit aber vorhanden waren, also vom Norden her eingedrungen sein werden, gehören auch die Pferde, die *Equidae*. Sie starben in ganz Amerika, auch in Nordamerika, während der Pleistozänzeit aus. Eine neue Konkurrenz erwuchs den Pferden nicht und auch große Raubtiere nahmen nicht überhand. Als einziger Feind scheint nur der bald nach dem Pferde sich über ganz Amerika ausbreitende Mensch in Frage zu kommen, der es hier, im Gegensatz zu dem Menschen der alten Welt, nicht verstand, das Pferd als Haustier zu übernehmen. Jedenfalls sind große offene Grasflächen, auf denen Pferde ihre Existenzbedingungen erfüllt finden, von je her vorhanden gewesen und auch jetzt noch vorhanden, so daß sogar eingeführte Pferde auf ihnen verwildern konnten. — Was von den Huftieren Südamerikas gesagt wurde, gilt genau in derselben Weise für die Raubtiere: Die jetzt dort lebenden Familien fehlten zur älteren Tertiärzeit vollkommen. Man muß also auch bei ihnen annehmen, daß sie erst in der jüngeren Tertiärzeit, gegen Ende der Miozän- oder Anfang der Pliozänzeit eingewandert sind. Zur Erklärung einer solchen Einwanderung genügt, ebenso wie bei den Huftieren, die Annahme einer erst damals entstandenen Landverbindung mit Nordamerika. In ökologischer Hinsicht gab es zur ersten Tertiärzeit, genau so wie bei den Huftieren, entsprechende Vertreter. Es waren das einerseits Beuteltiere (*Prothylacinus*) und andererseits, als große Raubtiere, eine Tiergattung,

Digitized by Google

über deren Stellung im System man noch nicht ganz klar ist (*Borhyaena*). — Als typisch südamerikanische Säugetiergruppe, die in zahlreichen Formen auch heute noch vertreten ist, sind die Edentaten zu nennen. Von den wenigen jetzt lebenden Edentaten der alten Welt glaubt man, nach dem Bau, annehmen zu müssen, daß sie mit den südamerikanischen nicht in genetischem Zusammenhang stehen, daß es sich vielmehr um eine Konvergenzerscheinung handelt. Faultiere (*Bradypodidae*) fehlen in anderen Erdteilen gänzlich. Auch fossile Faultiere kennt man nur aus Südamerika. Gürteltiere (*Dasypodidae*) kommen in geringer Artenzahl zwar auch in Nordamerika vor (*Tatus*). Einzelne fanden sich dort schon zur Eozänzeit (*Metacheiromys* in Wyoming) und in der Oligozänzeit sogar in Frankreich (*Necrodasypus*). Das sind aber, den äußerst formenreich, auch fossil, in Südamerika gefundenen Gürteltieren gegenüber, nur ganz vereinzelte Fälle, die man deshalb auf Auswanderung zurückführen muß. Sie zeigen, daß auch schon vor der Tertiärzeit, wenigstens einmal, eine starke Annäherung von Nord- und Südamerika bestanden haben muß. Die eigentliche Heimat, auch der Gürteltiere, bleibt also Südamerika. — Genau die gleichen Erscheinungen, wie wir sie bei den Säugetieren bisher kennen gelernt haben, finden wir in anderen Tiergruppen wieder, nur mit dem Unterschied, daß uns bei den Wirbellosen meist keine fossilen Formen zur Verfügung stehen. So kommt von den Spinnengattungen *Nephila* und *Gasteracantha* je nur eine Untergattung in Südamerika vor, während in den Tropen der alten Welt, auch in Afrika, sich zahlreiche Untergattungen finden. — Eine Gruppe von Radnetzspinnen, die typisch südamerikanisch ist, wie die Gürteltiere unter den Säugetieren und jetzt nur bis Nordamerika verbreitet ist, also wohl erst seit der Landverbindung in der jüngsten Tertiärzeit nach Norden vordrang, bilden die Micrathenen. Man könnte annehmen, daß diese gestachelten Radnetzspinnen den ebenfalls gestachelten Gasteracanthen als Konkurrenten schwerwiegende Konkurrenz machen, und daß daraus die geringe Formenzahl der Gasteracanthen in Südamerika zu erklären sei. Allein das würde für die Nephilinen, bei deren Verbreitung dieselbe Erscheinung zutage tritt, nicht zutreffen. Wir müssen also annehmen, daß Nephilinen und Gasteracanthen, wie die modernen Huftiere und Raubtiere aus der alten Welt über Nordamerika in Südamerika eindrangen und dort seit der jüngeren Tertiärzeit noch nicht Zeit fanden, sich in Untergattungen zu spalten. — Die Spinnengruppe der Anyphaenen, mit primärem Charakter, ist ebenso wie *Micrathena* echt südamerikanisch und dort sehr formenreich vertreten. Sie hat sich aber in einzelnen Arten über Südamerika hinaus bereits bis zum gemäßigten Teil der alten Welt verbreitet, ist also wohl schon bei der vortertiären Landannäherung eingedrungen wie die Gürteltiere. Ein Unterschied besteht freilich darin, daß die Gürteltiere in der alten Welt wieder ausstarben, während die Gattung *Anyphaena* sich bis auf die Jetztzeit erhielt. — Kehren wir zu den Säugetieren zurück, so finden wir auch unter den Nagetieren echt südamerikanische Familien. Dahin gehören die Meerschweinchen (*Caviidae*), die *Viscaciidae*, die *Agoutidae* usw. Freilich hat man in gewissen fossilen Formen des europäischen Oligozäns (*Issiodoromys* usw.) die Vorfahren der Meerschweinchen erkennen wollen. Das wird aber von anderen Forschern entschieden bestritten. — Allgemein verbreitet sind die

Digitized by Google

den Meerschweinchen ziemlich nahestehenden *Hystricidae*. Sie finden sich in Südamerika schon in den älteren Tertiärschichten. Die südamerikanischen Vertreter dieser Familie sind aber Klettertiere, die sich für die Ausbreitung auf treibenden natürlichen Flößen über Meeresarme verhältnismäßig gut eignen. Sie könnten also schon vor der Landverbindung, vielleicht auch schon bei der vortertiären Landannäherung aus dem Norden in Südamerika eingewandert sein. Für sie eine direkte Landverbindung zwischen Südamerika und Afrika annehmen zu wollen, dafür liegt jedenfalls kein zwingender Grund vor: Werden die südamerikanischen Arten doch von einzelnen Forschern sogar als besondere Familie betrachtet. Als Stütze der Annahme einer früheren direkten Landverbindung zwischen Afrika und Südamerika bleibt von Säugetieren also nur die Familie der *Octodontidae* bestehen, eine Familie, von der nahe verwandte Gattungen in beiden Kontinenten vorkommen, die Ctenodaktylen in Afrika und die echten Octodonten in Südamerika. Da es sich hier um kleine, rattengroße Nager handelt, sind fossile Formen der Gruppe natürlich recht unvollkommen bekannt. Wir werden deshalb erst später (S. 71) auf diesen Fall wieder zurückkommen.

Als drittes ökologisch vollwertiges Tiergebiet können dann auch die Sundainseln (VI) angesehen werden. Freilich ist der Formenreichtum, was die Säugetiere anbetrifft, ein im allgemeinen entschieden etwas geringerer als in Afrika und Südamerika. Nur in fünf der genannten ökologischen Gruppen finden wir mindestens sechs Gattungen vertreten. Der geringere Formenreichtum hat aber, zum Teil wenigstens, schon darin seinen Grund, daß die Geländeformen auf den Sundainseln sehr einförmig sind: höhere Gebirge und Wüsten, die in Südamerika wie in Afrika reich vertreten sind, fehlen auf den Sundainseln. Soweit die Sundainseln noch nicht in Kultur genommen sind, sind sie durchweg mit Urwald oder mit einem hohen schilfartigen Grase (Alang-Alang) bedeckt. Darauf mag es auch beruhen, daß die Grabkleintierfresser (11) nicht vertreten sind: Das schilfartige Gras wird für einen kleinen Wühler zu hinderlich sein. Natürlich kommen auch in den beiden andern schon genannten Erdteilen schilfartige Gräser vor. Wo diese wachsen, pflegen aber auch die kleinen Erdwühler zu fehlen. — Auch die Schwimmkleintierfresser (12) sind auf den Sundainseln schwach vertreten. Das will aber nicht viel sagen, da sie überall schwach vertreten sind. Die ökologische Rolle, an welcher diese im Haushalt der Natur teilnehmen, haben durchweg Wasservögel, Amphibien, Fische, Krebse und Raubinsekten übernommen. Für Säugetiere bleibt auf den Sundainseln also kaum noch ein Platz, der mangelhaft besetzt wäre. Formenarm sind freilich auch noch die Bodenblattfresser (3) und die Bodenfruchtfresser (4). Das hat vor allem in der schon genannten Einförmigkeit der Lebensbedingungen seinen Grund. Seine volle Erklärung findet es, wenn man an den großen Formenreichtum der Baumfruchtfresser (5) und der Bodenomnivoren (14) denkt. Die geringe Zahl der Bodenkleintierfresser (10) findet in dem hier schon einsetzenden Reichtum an Reptilien, namentlich an eidechsenartigen Tieren (*Lygosoma*), die in dem nordaustralisch-papuanischen Gebiet einen Höhepunkt erreicht, einen ausreichenden ökologischen Grund. — Im allgemeinen kann man also die Fauna der Sundainseln als eine vollwertige Festlandfauna bezeichnen, und wir dürfen daraus mit aller Sicherheit schließen, daß wir hier ein

Digitized by Google

altes Festland vor uns haben. Auch schmale Meeresarme, wie sie heute die Inseln trennen, würden eine so vollkommene Besiedelung nicht zugelassen haben. In gleicher Weise gilt das für alle ostasiatischen Inseln bis zum Norden hinauf, auch für die weiter vom Festlande entfernten Philippinen. — Gehen wir aber nach Süden weiter, so finden wir schon auf Celebes (X) eine starke Abnahme der Säugetiere. Hier kommt entschieden schon der Inselcharakter zum Ausdruck. Das Vorkommen von großen „Rasenfressern" beweist allerdings, daß die zu überschreitenden Meeresarme früher weit schmäler gewesen sein müssen als jetzt. Eine völlige Landverbindung aber dürfte, so lange es (höhere) Säugetiere (abgesehen von Beuteltieren und Monotremen) auf der Erde gab, nicht bestanden haben. — Etwas näher wollen wir hier das Vorkommen von Tapiren auf den Sundainseln und auf dem südostasiatischen Festlande ins Auge fassen, da die Tapire tiergeographisch von allerhöchstem Interesse sind, zumal da es sich um große Formen handelt, die auch im fossilen Zustande der Forschung kaum entgangen sein können. Außer in Südostasien kommen sie heute nur in Südamerika vor, und wir müssen versuchen, dieses diskontinuierliche Vorkommen zu erklären. — Zunächst denkt man in solchen Fällen natürlich an eine frühere Landverbindung der jetzt durch Meere getrennten Gebiete. Man müßte dann eine Landbrücke quer durch den pazifischen Ozean annehmen. — Das indische Tapir kommt jetzt aber nur von Tenasserim und Siam über Malakka bis Sumatra vor, fehlt also auf Borneo und den Philippinen, ohne daß ein ersichtlicher ökologischer Grund für ein Aussterben dort vorhanden wäre. Auch paläontologische Funde liegen von diesen Inseln nicht vor. Da andererseits Tapirinen während der ganzen Tertiärzeit in Europa und Nordamerika vorkamen, in Südamerika aber erst seit dem Pleistozän, so kann man nur die Verbindung der jetzt diskontinuierlichen Länder des Vorkommens über den Norden gelten lassen, zumal da auch die Gattung *Protapirus*, die als Stammform der Gattung *Tapirus* gilt, im Oligozän Europas und Nordamerikas vorkommt. Alles das ist nur in der Weise zu verstehen, daß sich von dem nordischen Länderkomplex aus die Gattung ausbreitete, einerseits nach Südamerika hin und andererseits nach Südostasien bis Sumatra hin und daß sich die Formen dabei in völlig paralleler Weise zu den jetzt lebenden einander äußerst nahe stehenden Tapiren Südamerikas und Südostasiens weiterentwickelten. Die Tiere gelangten in Länder mit sehr ähnlichen Lebensbedingungen und wurden deshalb zu sehr ähnlichen Arten derselben Gattung. Es handelt sich hier also nicht um eine Konvergenz, sondern lediglich um eine Parallelentwicklung. Wird eine derartige Parallelentwicklung in diesem Falle durch die vorliegenden paläontologischen Tatsachen gleichsam zur Gewißheit erhoben, so liegt kein Grund vor, sie auch in anderen Fällen, z. B. für die oben (S. 70) schon genannten *Octodontidae* wenigstens als möglich anzunehmen. Und diese Annahme würde mit allen übrigen Tatsachen sehr viel besser in Einklang stehen als die Annahme einer direkten Landverbindung zwischen Afrika und Südamerika. Eine solche Landverbindung könnte doch die kapverdischen Inseln einerseits und Aszension andererseits, wie die Fauna dieser Inseln, besonders auch die Wirbellosenfauna beweist, nicht berührt haben. — Höchst wunderbar wäre es, daß, wenn eine solche Verbindung existiert hätte, nicht von den vielen Huftieren, Gasteracanthen usw. Afrikas

Digitized by Google

einige nach Südamerika und von den Gürteltieren, Anyphaenen usw. einige von Südamerika nach Afrika gelangt sein sollten, wo doch die Lebensbedingungen beider Gebiete so äußerst ähnliche sind. — Wer sich mit einer Tiergruppe eingehend beschäftigt, muß zu der Überzeugung gelangen, daß unendlich viele Tatsachen gegen eine solche direkte Landverbindung während der jüngeren Tertiärzeit sprechen, die sich noch weiter vermehren würden, wenn wir sie in die ältere Tertiärzeit zurückverlegen wollten, da dann z. B. die Verdrängung der früheren Huftiere und Raubtiere Südamerikas schon viel früher hätte eintreten müssen.

Wir wenden uns jetzt Neuholland zu und begegnen hier zum erstenmal einer Fauna mit ausgesprochenem Inselcharakter und zwar mit dem Charakter einer sehr alten Insel. Hier zum erstenmal erkennen wir eine ausgesprochene Formenarmut. Es sind zwar immerhin noch vier der ökologischen Gruppen der Tabelle (VII) mit sechs oder mehr Säugetiergattungen besetzt, also nur eine weniger als auf den Sundainseln. Wenn man aber bedenkt, daß auf den Sundainseln die Lebensbedingungen zwar äußerst günstig, dabei aber äußerst einförmig sind (S. 70), während Neuholland zugleich Waldland, Steppen und Wüsten besitzt und von den Tropen bis in südlich gemäßigtere Teile der Erdoberfläche reicht, in letzteren sogar Höhen mit ausgesprochenem Gebirgscharakter besitzt, so ist dem Ökologen klar, daß zur systematischen Differenzierung der Landfauna fast alle möglichen Faktoren gegeben waren. Man sollte in Neuholland also einen ebenso großen Formenreichtum wie in Afrika und in Südamerika erwarten. In Wirklichkeit aber steht es, wie die Tabelle zeigt, weit hinter diesen Kontinenten zurück. Auch an einem Wechsel der Fauna, wie er in Südamerika festgestellt werden konnte, der, wie jene Fauna zeigt, mit einer gewissen Verarmung verbunden ist, kann hier nicht gedacht werden, da eine Erhaltung alter Formen gerade für die Fauna Australiens charakteristisch ist. Man könnte auch vermuten, daß vielleicht die Gattungen der australischen Fauna den anderen nicht gleichwertig sind. Allein die Zahlen sind im Verhältnis zu den für Differenzierung so günstigen Lebensbedingungen so ungünstig, daß auch bei weiterer Spaltung in Gattungen keine den genannten Faunen äquivalenten Zahlen herauskommen würden. — Namentlich sind einige ökologische Gruppen auffallend schwach oder gar nicht besetzt. So ist die sonst über alle Kontinente verbreitete Gattung *Lutra*, welche die Großtierfresser der stehenden süßen Gewässer enthält, nicht vorhanden und auch nicht durch eine andere Gattung ersetzt. Dann fehlen die Bodenfruchtfresser und sind auch nicht durch eine entsprechend größere Zahl von Bodenomnivoren ersetzt. Auffallend schwach vertreten sind in diesem großen Lande vor allem auch die Rasenfresser und die größeren Raubtiere. — Und nicht nur in der Säugetierfauna sind ökologische Lücken vorhanden, sondern auch in anderen Tiergruppen, sogar in der Klasse der Vögel, trotz des für die Ausbreitung so günstigen schnellen Fluges. Auf das längst bekannte Fehlen der Spechte wurde oben (S. 60) schon hingewiesen und auch darauf, daß diese durch Papageien nur äußerst unvollkommen und einseitig ersetzt sind. — Gehen wir mehr ins Einzelne ein, so springen uns überall weitere Inselcharaktere in die Augen und zwar Charaktere einer sehr alten Inselfauna. Auf allen säugetierfreien alten Inseln (Neuseeland, Galapagos-Inseln, Hawai-Inseln)

Digitized by Google

bemerken wir, daß nur wenige systematische Tiergruppen, diese aber zum Teil sehr artenreich vertreten sind. Es ist das durchaus verständlich. Nur von wenigen Gruppen gelangten im Laufe der Zeit einzelne Vertreter auf die isolierten Inseln und teilten sich dann, wenn eine genügende Zeit für die Entwicklung neuer Arten gegeben war, in die vorhandenen Biotope durch Spaltung in Arten. Auch auf Neuholland sind nur wenige Säugetiergruppen vertreten, abgesehen von den Flugsäugern nur die Gattungen *Canis*, *Sus*, mehrere Nagergattungen, einige Monotremen und besonders sehr viele Beuteltiere. Die letzteren gelangten offenbar schon sehr früh auf die Insel und hatten Zeit, sich in zahlreiche Arten und Gattungen zu spalten, so daß sie weit artenreicher vertreten sind als in Amerika, dem einzigen Tiergebiet, in dem sie sonst noch vorkommen. Nagetiere gelangten offenbar erst viel später nach Neuholland und wahrscheinlich noch später Hund und Schwein, so daß bei letzteren noch keine weitergehende Differenzierung eintreten konnte. — Wenn trotz der Formenarmut auf Neuholland fast alle in der Tabelle unterschiedenen ökologischen Gruppen besetzt sind, so beweist das nur das sehr hohe Alter der Fauna und damit in Einklang steht, daß es gerade die Beuteltiere sind, die so verhältnismäßig formenreich vertreten sind. Gab es doch, wie die fossil uns erhaltenen Knochengerüste von Säugetieren früherer Formationen zeigen, einmal eine Zeit, in der auf der ganzen Erde die Mehrzahl der Säugetiere Beuteltiere waren, ja, es ist wohl anzunehmen, daß alle höheren Säugetiere in ihrer Vorfahrenreihe durch ein Beuteltierstadium hindurchgegangen sind[1]), und es ist demnach weiter anzunehmen, daß in dieser Beuteltierzeit, d. i. in der späteren Jurazeit, sich Neuholland mit den ersten Säugetieren besiedelt hat. In dem Charakter der Inselfauna liegt es auch begründet, daß die Tiere Australiens auf dem Beuteltierstadium stehen geblieben sind: Nur starke Konkurrenz kann nach dem Selektionsprinzip zur Weiterentwicklung führen. Da aber die Konkurrenz auf einer Insel, die nur gelegentlich von einzelnen Tierarten erreicht wird, zunächst verhältnismäßig gering sein muß, ist natürlich an eine Fortentwicklung zu höheren Tierformen, wie sie auf dem dicht bevölkerten Stammlande vor sich ging, gar nicht zu denken. Zunächst mußten alle Biotope besetzt sein. Erst dann konnte eine Hebung zu höheren Formen an besonders dicht bevölkerten Biotopen einsetzen und von diesen gehobenen Elementen konnten sich Abkömmlinge wieder an andere Biotope anpassen und die niedriger stehenden Bewohner verdrängen. Ist die Säugetierfauna Neuhollands eine ausgesprochene Inselfauna, so folgt daraus, daß Neuholland, solange es Säugetiere auf der Erde gab, niemals mit einem Festlande in unmittelbarem Zusammenhang gestanden hat. Immerhin ist anzunehmen, daß die Beziehungen Neuhollands zum nächsten Festlande früher etwas engere waren als heute, auch noch zu der Zeit, als die plazentalen Säugetiere einwanderten. Da Neuguinea früher, wie die vollkommene Übereinstimmung der Säugetier-

[1]) **Ein allmähliches Übergehen von einem eierlegenden Reptil in ein plazentales Säugetier kann man sich wohl nicht gut anders vorstellen, als durch ein gewisses Monotremen- und Beuteltierstadium hindurch. Natürlich darf man diese Urmonotremen und Urbeuteltiere nicht irgendeinem der jetzt lebenden Monotremen und Beuteltiere unmittelbar an die Seite stellen wollen. Die Monotremen und Beuteltiere haben sich offenbar im Laufe der Zeit je in ihrer Weise weiterentwickelt, ebenso wie die plazentalen Säugetiere.**

Digitized by Google

fauna mit der Nord-Neuhollands zeigt, sicher mit Neuholland unmittelbar zusammenhing, liegt nahe, anzunehmen, daß die Besiedelung von dem früheren Sundafestland ausging und über die Molukken erfolgte. Das ganze Inselreich zwischen dem Sundafestland und Australien scheint damals etwas höher aus dem Meere vorgeragt zu haben, so daß alle Inseln einander näher lagen. Auch Neupommern (XI) war damals sicher von Neuguinea weniger weit entfernt als heute, da sonst nicht so viele Säugetiere, namentlich kein Känguru auf die Insel hätte übergehen können. Gegen eine frühere unmittelbare Verbindung Neupommerns mit Neuguinea spricht freilich nicht nur die artenarme Säugetierfauna, sondern auch die weit geringere Zahl der Wirbellosen auf Neupommern. — Woher die Monotremen Australiens stammen, scheint noch nicht mit genügender Sicherheit festzustehen. Man nimmt an, daß die *Allotheria* (*Multituberculata*), die bis zur älteren Tertiärzeit im arktogäischen Reich (Karte II) lebten, zwar nicht als die Vorfahren, wohl aber als nahe Verwandte der Monotremen anzusehen sind, und wenn das richtig ist, dann könnten die Monotremen wohl nur vom Norden her in Neuholland eingewandert sein. Da *Ornithorhynchus* noch heute ein Wassertier ist, würde die Überschreitung schmaler Meeresarme keineswegs zu den Unmöglichkeiten gehören. Die Urheimat der Monotremen könnte dann wohl nur in dem paläontologisch noch völlig unerforschten Nordostasien zu suchen sein. Von dort aus konnten die *Allotheria* sehr wohl nach Europa und Nordamerika, die Monotremen nach Australien gelangen. Überall, wo später die plazentalen Säugetiere auftraten, erlagen die Monotremen der Konkurrenz, ebenso wie die Marsupialia, mit Ausschluß weniger Formen in Amerika. —

Wiewohl die Annahme einer Besiedelung Neuhollands von Norden her sehr nahe liegt, soll hier auch eine zweite Möglichkeit kurz berührt werden, zumal da gerade sie in neuerer Zeit von vielen Forschern für die wahrscheinlichere gehalten wird, die Möglichkeit der Besiedelung von einem antarktischen Festlande aus. Die Forscher, welche diese Ansicht vertreten, lassen sich besonders von der Tatsache leiten, daß in Südaustralien und Südamerika manche ähnlichen Tierarten teils jetzt noch leben, teils früher gelebt haben und uns im letzteren Falle als Petrefakten erhalten sind. Sie nehmen an, wenigstens zum Teil, daß Neuholland und Südamerika noch in den jüngeren Perioden der Erdgeschichte durch einen großen Südkontinent unmittelbar mit einander in Verbindung standen[1]). Diese Annahme kann für den Ökologen als völlig ausgeschlossen gelten, da Südamerika eine ausgesprochene Festlandfauna besitzt und auch in den letzten Perioden der Erdgeschichte schon besaß, Neuholland aber, wie eben an der Hand der Säugetierfauna gezeigt werden konnte, eine ausgesprochene Inselfauna. An eine unmittelbare Verbindung Neuhollands mit einem Festlande, wie Südamerika es ist, kann also, wenigstens seit der jüngeren Jurazeit, gar nicht gedacht werden. Für den Ökologen könnten, wenn ein ausgedehnterer Südkontinent bestand, nur zwei Möglichkeiten in Frage kommen. Entweder der ausgedehntere Südkontinent stand nur mit Neuholland, nicht mit Südamerika in unmittelbarer

[1]) **Eine sehr gute Übersicht aller bisher angenommenen früheren Landverbindungen gibt uns Th. Arldt in dem Artikel „Formationen. Paläogeographie" des Handwörterbuches der Naturwissenschaften, Jena 1913, Bd. 4, S. 270–82.**

Digitized by Google

Verbindung und hatte dann wie Neuholland eine Fauna mit ausgesprochenem Inselcharakter oder er stand nur mit Südamerika, nicht mit Neuholland in unmittelbarer Verbindung und seine Fauna hatte dann, wie die Südamerikas, einen ausgesprochenen Festlandcharakter. — Wir wollen nun festzustellen suchen, ob eine dieser Hypothesen uns die vorliegenden Tatsachen besser erklärt, als wenn wir ganz auf diese Südkontinenthypothesen verzichten. — Bleiben wir zunächst bei den Säugetieren stehen, so zeigt sich, daß in älteren Tertiärschichten Südamerikas eine Gattung *Prothylacinus* vorkommt, welche dem *Thylacinus* von Tasmanien recht ähnlich war, und daß außer dieser Parallele in den Faunen beider Kontinente noch eine zweite Parallele vorhanden ist, die wir uns etwa in folgender Weise klar vor Augen führen können: — Man teilt die Beuteltiere ein in *Diprotodontia* und *Polyprotodontia*. Bei den *Diprotodontia* sind im Oberkiefer nicht mehr als drei Paare von Schneidezähnen, im Unterkiefer nur ein Paar Schneidezähne, im Ober- und Unterkiefer jederseits höchstens ein schwacher Eckzahn vorhanden und an den Hinterfüßen sind zwei Zehen mit einander verwachsen. Bei den *Polyprotodontia* sind zahlreiche spitze Schneidezähne und stets jederseits ein großer Eckzahn im Ober- und Unterkiefer vorhanden und an den Hinterfüßen sind keine Zehen verwachsen. Die Polyprotodonten sind Tierfresser. Sie waren seit der Jurazeit im Norden der alten und neuen Welt weit verbreitet. Zu ihnen gehören auch *Thylacinus* und *Prothylacinus*. Die echten *Diprotodontia* sind auf Australien beschränkte Pflanzenfresser. Nun kommt in Südamerika eine jetzt noch lebende Gattung *Caenolestes* (und einige fossile Formen) vor, welche zwischen beiden Gruppen in der Mitte stehen. Sie besitzen im Oberkiefer mehr als drei Paar Schneidezähne und jederseits einen großen Eckzahn, im Unterkiefer dagegen nur ein Paar größerer Schneidezähne und einen kleinen Eckzahn und die Zehen der Hinterfüße sind getrennt. — Von den genannten beiden Parallelen muß besonders die Ähnlichkeit von *Thylacinus* und *Prothylacinus* auffallen. Wir haben hier offenbar einen ähnlichen Fall vor uns, wie wir ihn oben bei der Gattung *Tapirus* kennen gelernt haben (S. 71), und die Frage ist die, ob wir hier eine Parallelentwicklung annehmen wollen, die wir dort annehmen mußten. Möglich wäre hier allerdings auch eine Wanderung von Südamerika über einen hypothetischen Südkontinent nach Tasmanien mit Überschreitung eines Meeresarmes. Nichts aber zwingt uns, von der Annahme einer Parallelentwicklung abzuweichen. Waren doch früher die Polyprotodonten über den ganzen Norden verbreitet und waren doch in Tasmanien, genau ebenso wie in Südamerika, für die Entwicklung eines Raubtieres die Verhältnisse äußerst günstig. Der zweite Fall zwingt uns noch weniger, einen direkten Austausch der südlichen Länder anzunehmen. Handelt es sich doch nicht einmal um dieselbe Familie, ja, die südamerikanische Familie paßt nicht einmal in die australische Gruppe der *Diprotodontiae* ganz hinein. Auch hier würde man also lieber einen gewissen Grad von Parallelentwicklung oder von Konvergenz annehmen, als an einen direkten Austausch über einen antarktischen Kontinent denken. Jedenfalls sprechen die Tatsachen, welche uns die Säugetiere an die Hand geben, keineswegs für eine Südkontinenttheorie. Ja, nach den Erfahrungen, die wir bei der Verbreitung der Tapire gemacht haben (S. 71), scheinen sie mehr gegen eine solche Theorie einzunehmen. — Und wie ist es mit

Digitized by Google

den Tatsachen, welche andere Tiergruppen uns liefern? — Lassen wir einmal eine Arthropodengruppe, die Ordnung der echten Spinnen (*Araneida*) sprechen[1]): Auch unter den Spinnen gibt es Gattungen, die in ihrem Vorkommen auf die südliche Hemisphäre beschränkt sind, und die im Süden nur an weit getrennten Orten gefunden werden, ja, die in ihrer diskontinuierlichen Verbreitung nur auf den Südspitzen der jetzigen Kontinente und größeren Südinseln gefunden werden. Unter den Vogelspinnen (*Avicularüidae*) gehören dahin aus der Unterfamilie der *Diplurinae* zwei nahe verwandte Gattungen *Hexathele* und *Scotinoecus*, von denen die erstere nur von Neuseeland, die letztere nur von Chile bekannt ist, aus der Unterfamilie der *Miginae* die Gattung *Migas*, die einerseits in Neuseeland, andererseits in Südafrika gefunden wird. Der hypothetische Südkontinent müßte also Neuseeland einerseits mit Chile und andererseits mit Südafrika verbunden haben, wenn er dieses diskontinuierliche Vorkommen erklären sollte. Er müßte also sehr ausgedehnt gewesen sein. Da aber die Fauna Neuseelands einen noch weit ausgesprocheneren Inselcharakter besitzt als Neuholland, Südafrika und Chile aber eine Festlandfauna besitzen, so dürfte man wieder nicht an einen ununterbrochenen Zusammenhang denken. Die Überschreitung wenigstens eines Meeresarmes würde also immerhin notwendige Vorbedingung bei dieser Annahme sein. — Nun repräsentieren aber gerade die Vogelspinnen eine sehr alte Spinnenfamilie und gerade die genannten Unterfamilien besitzen ausgesprochen primäre Charaktere. Derartige alte, man darf fast sagen, veraltete Unterfamilien und Gattungen konnten sich nur an wenigen Orten der Erdoberfläche der Konkurrenz moderner Formen gegenüber erhalten. Besonders fanden sie noch auf mehr oder weniger isoliert liegenden Inseln wie Neuseeland es ist, oder an Orten, die durch Landstrecken mit abweichenden Lebensbedingungen inselartig abgeschlossen sind, zu denen man sowohl Teile Südafrikas als Teile Chiles rechnen kann, einen Unterschlupf mit geringerer Konkurrenz, um ihr Dasein fristen zu können. Die Tatsache eines diskontinuierlichen Vorkommens erklärt sich in dieser Weise viel einfacher als durch die Annahme eines ausgedehnten Südkontinents, da doch auch im Binnenlande Gattungen diskontinuierlich vorkommen und deren Verbreitung nur in der angegebenen Weise erklärt werden kann: Auch die Tapire bilden nämlich eine veraltete Gruppe, eine Huftiergruppe, die sich nur an Orten erhalten konnte, wo moderne Huftiere, namentlich artiodaktyle und monodaktyle, ihnen nicht zu sehr Konkurrenz machten. In Afrika würde ihre Existenz bei dem ungeheuren Reichtum an fast gleich großen modernen Huftieren unmöglich sein. Man nennt derartige Überbleibsel aus früherer Zeit Relikte und die Theorie, welche in vielen Fällen das diskontinuierliche Vorkommen von diesem Gesichtspunkt aus erklärt, Reliktentheorie[2]). — Aber nicht jedes diskontinuierliche Vorkommen ist als Relikt zu deuten. Davon wird uns ein anderer Fall aus der Ordnung

[1]) „Die Verbreitung der Spinnen spricht gegen eine frühere Landverbindung der Südspitzen unserer Kontinente" in: Zool. Anz. 1911, Bd. 37, S. 270–82.

[2]) Die Reliktentheorie wurde von S. Lovén begründet zur Erklärung des Vorkommens gewisser Tiere in tiefen Seen, welche Meerestieren sehr nahe stehen. Auf allgemeine, tiergeographische Probleme erweitert wurde sie von G. Pfeffer und dann besonders von W. Michaelsen (vgl. Anat. Anz. Bd. 37, 1911, S. 273).

Digitized by Google

der Spinnen überzeugen. Es ist das ein Fall, der auf den ersten Blick durchaus für die Südkontinenttheorie zu sprechen scheint Die Gattung *Myro* ist nur von der südlichen Hemisphäre bekannt. Sie wurde nur auf Tasmanien, in Südafrika, auf den Kerguelen und auf den Crozetinseln gefunden. Diese Gattung ist aber augenscheinlich eine recht junge Gattung, also sicher kein Relikt. Was liegt da näher, als das diskontinuierliche Vorkommen mit dem hypothetischen versunkenen Südkontinent in Verbindung bringen zu wollen und anzunehmen, daß die Inseln von dem versunkenen Kontinent ein Rest sind, daß der Kontinent also mindestens von Südafrika bis Tasmanien reichte. — Sehen wir uns den Fall jedoch etwas näher an, so muß er uns doch in einem anderen Lichte erscheinen: *Myro* ist auf den Kerguelen und Crozetinseln die einzige Spinnengattung. Viele Biotope, die anderswo mit Spinnen anderer Art besetzt sind, stehen auf diesen Inseln leer. Standen die Inseln früher mit einem Südkontinent in Verbindung, oder lagen sie ihm auch nur nahe, warum haben sich dann nicht auch andere Spinnenarten erhalten? Als äußerst genügsame Tiere sind die Wolfspinnen (*Lycosidae*) bekannt. Sie können auf dem dürftigsten Boden und unter dem unwirtlichsten Klima ihr Dasein fristen, kommen im Norden bis Grönland und Nowaja Semlja vor und eben so auf allen höheren Bergen. Sie sind über die ganze Erde verbreitet, kommen auch auf Feuerland, Neuseeland, Tasmanien und in Südafrika vor, und da es eine alte Familie ist, hätte sie sicher auch dem Südkontinent nicht gefehlt. Warum fehlt sie also den genannten Inseln? Wir sehen hier, daß wir mit unserer Erklärung auf einem falschen Wege sind. — Die Wolfspinnen fehlen auch auf anderen isolierten Inseln, wie z. B. auf Aszension, und zwar aus einem sehr einfachen Grunde: Ihr Eistadium dauert nur äußerst kurze Zeit, und da gerade das Eistadium sich am besten zum Transport auf Treibholz usw. eignet, sind die Spinnen dieser Familie für einen derartigen Transport durchaus ungeeignet. Und *Myro*? — Die Gattung *Myro* gehört zu der Familie der *Agelenidae*, die sich, im Gegensatz zu den Lycosiden und zu den meisten anderen Spinnen, gerade durch ein ganz besonders langes Eistadium auszeichnet. Sie eignet sich also für den Transport auf Treibholz ganz besonders gut, zumal da sie oft in der Nähe des Meeres gefunden wird. Es ist also durchaus klar, warum *Myro*-Arten auf Inseln, die sehr weit voneinander und von der Festlandküste entfernt sind, vorkommen können. Die Trift des Südmeeres wird sie auf Treibholz von einem Orte zum andern geführt haben. — Von Spinnenfamilien sei auch der *Anyphaenidae* gedacht, die, wie oben (S. 69) schon hervorgehoben wurde, eine alte, echt südamerikanische Familie darstellen. Über Nordamerika und den Norden der alten Welt sind die Anyphaeniden in einzelnen Arten bis ins Mittelmeergebiet vorgedrungen. — Obgleich diese Familie gerade im Süden Südamerikas, auch auf Feuerland, in zahlreichen Arten und Gattungen verbreitet ist, hat keine einzige Art über den hypothetischen Südkontinent Australien erreicht. — Also ebenso wie bei den Säugetieren finden wir bei den Spinnen keine einzige Tatsache, welche uns die frühere Existenz eines ausgedehnten Südkontinents irgendwie wahrscheinlich machen könnte. Im Gegenteil, die Verbreitung der Spinnen lehrt uns, daß ein solcher Kontinent, wenn er existierte, nicht allzu umfangreich gewesen sein kann, da dann ein umfangreicher Tieraustausch über ihn hätte eintreten müssen. Die

Digitized by Google

Südkontinenttheorie scheint also doch wohl auf recht schwachen Füßen zu stehen. — Die Landmassen, die jetzt noch den Südpol umlagern, und ihn vielleicht auch bedecken, mögen sehr wohl einmal, bei günstigerem Klima, von einer reichen Tierwelt bevölkert gewesen sein, sie mögen auch eine größere Ausdehnung besessen haben als heute, mögen sogar mit der Südspitze Südamerikas verbunden gewesen sein. Alles das sind Möglichkeiten, die nicht in Abrede gestellt werden sollen, und über die wir ein abschließendes Urteil vielleicht gewinnen können, wenn uns die Landsäugetierfauna der oberen Juraschichten in Südamerika bekannt sein wird. Vorläufig tappen wir hier aber noch völlig im Dunkeln. Nur soviel scheint einigermaßen sicher zu sein, daß niemals ein umfangreicher Tieraustausch zwischen Südamerika und Australien über diese Landmassen hinweg stattgefunden hat.

Wie in der Fauna Neuhollands, so haben wir auch in der Fauna Madagaskars eine typische Inselfauna vor uns und doch zeigt sich in Madagaskar ein völlig anderes Bild als in der Fauna Neuhollands. Die Unterschiede sind besonders darauf zurückzuführen, daß die erste Besiedelung Madagaskars, wenigstens mit Säugetieren, erst viel später eintrat als die Neuhollands. Sehen wir uns die Säugetierfauna Madagaskars vom ökologischen Standpunkt aus an (VIII), so fällt sofort das Fehlen aller Bodenblattfresser ins Auge. Aus dem Fehlen der Bodenblattfresser ergibt sich sofort mit Sicherheit, daß Madagaskar, solange es blattfressende Säugetiere auf der Erde gab, nicht mit einem Festlande in Verbindung gestanden haben kann. Die Säugetiere, welche auf die Insel gelangten, waren entweder sehr klein oder es waren Klettertiere, Tiere also, die verhältnismäßig leicht auf natürlichen Flößen eine kleine Wanderung machen konnten, oder es waren Tiere, die in näherer Beziehung zum Wasser standen, wie das Nilpferd (*Hippopotamus*) und das Flußschwein (*Potamochoerus*). Der Charakter einer recht alten Inselfauna kommt in Madagaskar auch darin zum Ausdruck, daß nur wenige Säugetierfamilien vertreten sind, von diesen aber eine größere Zahl von Gattungen und Arten vorkommen. So sind die Halbaffen (*Lemuridae*) mit zehn Gattungen vertreten, die *Centetidae* mit 6 Gattungen, die *Viverridae* mit 5 Gattungen. Diese Erscheinung läßt sich, wie oben schon hervorgehoben wurde (S. 73), am einfachsten und wohl nur so erklären, daß nur wenige Arten auf die Insel gelangten und sich auf dem noch völlig unbesetzten Boden durch Spezialanpassung in Arten und Gattungen spalteten. Natürlich erforderte diese Spaltung in Gattungen lange Zeiträume. Es ergibt sich also aus der großen Zahl der Gattungen ein hohes Alter der Fauna. Fragt man nun, von welcher Seite sich Madagaskar besiedelt hat, so weisen die Säugetiere, ebenso wie u. a. die Spinnentiere, mehr auf das benachbarte Afrika als auf Indien hin. Von den Halbaffen stehen einige den Galagos Afrikas am nächsten und ebenso sind die Viverren besonders reich in Afrika vertreten. Die *Centetidae* stehen, trotz bedeutender Unterschiede, den *Solenodontidae* der Antillen am nächsten. Hier handelt es sich offenbar um eine Parallelentwicklung ursprünglich aus dem Norden stammender Formen, wie beim Tapir.

Auch auf den Antillen (IX) haben wir offenbar eine säugetierarme Inselfauna vor uns. Doch scheinen die Verhältnisse dort weniger einfach zu liegen, da die einzelnen Inseln sich vielfach unabhängig

Digitized by Google

von einander besiedelten und deshalb eine verschiedene Fauna besitzen, zum Teil auch wohl durch neue Senkungen zeitweise wieder unter der Meeresoberfläche verschwanden[1]).

Einen noch ausgesprocheneren Inselcharakter besitzt die Fauna von Neuseeland (XIII). Zwei Fledermäuse und eine Maus sind, abgesehen von eingeführten und eingeschleppten Tieren, die einzigen Säugetiere, welche diese offenbar von jeher isoliert im Ozean gelegenen Inseln im Laufe der Zeit erreicht haben. Andere Tiergruppen sind dagegen artenreicher vertreten; auch schon die Klasse der Vögel und zwar zum Teil in sehr charakteristischen Formen. — Die Hawaiinseln und die Galapagosinseln, die ebenfalls von vielfach sehr charakteristischen Tierformen bewohnt werden, haben an endemischen Säugetieren nur noch Fledermäuse aufzuweisen, besitzen also ebenfalls eine typische Inselfauna und können, da Biotope für Säugetiere in sehr bedeutendem Umfang vorhanden, aber unbesetzt sind, solange es Säugetiere auf der Erde gibt, niemals mit dem Festlande verbunden gewesen sein. — Alle anderen im offenen Ozean liegenden Inseln und Inselgruppen sind nicht nur frei von nichtfliegenden endemischen Säugetieren, sondern überhaupt sehr arm an Tierarten, namentlich an endemischen. Es gehören dahin die sämtlichen polynesischen Inseln des pazifischen Ozeans, ferner St. Paul, Kerguelen, Crozetinseln, Südgeorgien, Aszension, Bermuda, kapverdische und kanarische Inseln und die Azoren, unter denen namentlich die beiden letztgenannten Gruppen etwas formenreicher bewohnt sind. Da die Fauna sich aber sehr eng der mediterranen bis Mitteleuropa verbreiteten Tierwelt anschließt, darf man wohl annehmen, daß die Inseln besonders durch europäische Zugvögel, welche durch Ostwinde verschlagen waren, besiedelt sind (S. 54). Die Inseln mögen früher auch umfangreicher gewesen sein und vielfach mit einander in Verbindung gestanden haben („Atlantis"). Gegen eine frühere Verbindung mit dem Festlande aber spricht das völlige Fehlen der Säugetiere und anderer Tiergruppen, welche geringwertige Ausbreitungsmittel besitzen.

Was die Abnahme des Formenreichtums gegen die Pole anbetrifft, so kommt diese recht deutlich in der Fauna Mitteleuropas (II) und Nordamerikas (III) zum Ausdruck. Nordamerika erscheint in der Tabelle bedeutend formenreicher als Europa. Das ist besonders in der verschiedenen Abgrenzung begründet. — Da in Nordamerika die Gebirge im allgemeinen von Norden nach Süden verlaufen, nicht, wie in Europa die Alpen, von Westen nach Osten, so geht in Nordamerika die Fauna des gemäßigten Gebietes ganz allmählich in die subtropische über, und eine schärfere Grenze ergibt sich erst durch den Golf von Mexiko. Es kommt hinzu, daß in Nordamerika die Geländeformen vielseitiger sind. So kommen dort echte Wüsten vor, die in Europa ganz fehlen. Wollte man beide Faunengebiete gleichwertig abgrenzen, so müßte man zu der Fauna Mitteleuropas schon die Fauna um das Mittelmeer hinzunehmen. Es würde sich dann zeigen, daß die europäische Fauna keineswegs ärmer ist als die nordamerikanische. In der Tabelle kam es zunächst nicht auf eine gleichwertige Abgrenzung an, sondern darauf, die Abnahme des Formenreichtums gegen den Pol im allgemeinen zu zeigen. Wir werden später sehen,

[1]) R. Lydekker, Die geogr. Verbr. d. Säuget., S. 188 f.

Digitized by Google

daß die Abgrenzung eines mitteleuropäischen Faunengebietes vom tiergeographischen Standpunkt aus überhaupt keine Berechtigung hat. — Die Gründe der Abnahme des Formenreichtums gegen den Pol ergeben sich sehr klar, wenn man, wie in der Tabelle geschehen, die Säugetiere auf ökologische Gruppen verteilt. — Daß es in Mitteleuropa keine auf Bäumen lebenden Blattfresser gibt und geben kann, erklärt sich sehr einfach aus dem Klima. Einen großen Teil des Jahres würden die Baumbewohner auf den Bäumen überhaupt keine Nahrung finden und einen weiteren Teil würden die alten Baumblätter keine vollwertige Nahrung bieten. Für einen Winterschlaf würden die Baumbewohner also kaum die nötigen Reservestoffe sammeln können. Ebenso würde ein Sammeln von Wintervorräten kaum möglich sein. Die Folge ist, daß sich keine Tierart an so ungünstige Lebensbedingungen hat anpassen können. Auch typische Ameisenfresser gibt es in Mitteleuropa nicht. Ameisen scheinen zwar auf den ersten Blick in genügender Zahl vorhanden zu sein, um für einen Ameisenfresser die nötige Nahrung zu liefern, und eine Zeitlang würde ein Ameisenfresser auch sicher sein Dasein bei uns fristen können. Ob er sich aber auf die Dauer würde erhalten können, das ist eine andere Frage. Bei unserem Klima würde die Zahl der Ameisen, wenn ein Ameisenfresser vorhanden wäre, wahrscheinlich bald abnehmen. Der Ameisenfresser würde sich also wahrscheinlich bald selbst sein Grab graben. Was die Natur durch Selektion geschaffen hat, pflegt im allgemeinen seine guten Gründe zu haben.

Gehen wir noch eine Stufe weiter nach Norden, in das vom Renntier bewohnte arktische Gebiet (I), so können nur noch einige Pflanzenfresser und einige Raubtiere dauernd ihr Dasein fristen. Für alle anderen ökologischen Gruppen wird aus leicht ersichtlichen Gründen die Existenz unmöglich. — Man hat in der heutigen Fauna Mitteleuropas eine Verarmung der Tierwelt durch die Eiszeit erkennen wollen und geglaubt, daß sich bei unserem jetzigen Klima das Land allmählich noch wieder reicher mit Tieren bevölkern werde. — Diese Annahme scheint mit allem, was wir über die Verbreitung der Tiere auf der Erde vom ökologischen Standpunkt aus wissen, in Widerspruch zu stehen. Daß die vereisten Teile während der Eiszeit völlig verarmen mußten, ist selbstverständlich. Sobald aber die Lebensbedingungen allmählich wieder günstiger wurden, trat ebenso allmählich auch wieder eine Neubesiedelung ein, die wahrscheinlich annähernd immer soweit ging, als Tierarten dauernd ihre Existenz finden konnten. Die allen Tieren eigenen Ausbreitungsmittel traten sofort wieder in Tätigkeit. Daß eine geringere Artenzahl im gemäßigten Gebiet lediglich in den Temperaturverhältnissen begründet ist und nicht etwa, wie man für Mitteleuropa annimmt, historische Gründe hat, geht, wie oben (S. 16) schon hervorgehoben wurde, recht klar aus der Verbreitung der Planktonorganismen im atlantischen Ozean hervor: Obgleich der Golfstrom unausgesetzt das formenreiche Tropenplankton nach Norden führt und unter das Plankton des gemäßigten Gebietes mischt, bleiben die Arten im Plankton des gemäßigten Gebietes doch immer dieselben und ihre Zahl die gleiche, weit geringer als im Plankton des subtropischen und tropischen Gebietes. Was aus den wärmeren Teilen des Ozeans nach Norden geführt wird, geht zugrunde und wird durch andere, und zwar weniger zahlreiche Formen des gemäßigten Gebietes ersetzt.

Digitized by Google

Auch der Vergleich der verschiedenen gemäßigten Gebiete der Erde ergibt überall genau die gleiche Erscheinung, überall eine Abnahme der Artenzahl gegen die Pole hin, auch in den gleichen Biotopen. Hervorgehoben sei nur noch die Säugetierfauna von Feuerland und den Küstenländern der Magalhäesstraße (XII). Obgleich diese Landesteile etwa der nördlichen Breite von Berlin entsprechen, finden wir dort, dem unwirtlichen Klima entsprechend, eine Fauna, die an Formenarmut der arktischen Fauna der nördlichen Hemisphäre fast noch näher steht als der des gemäßigten Gebietes.

V. Die Verbreitung der Tierarten.

Nachdem wir im zweiten Kapitel die ökologischen Faktoren, im dritten Kapitel die geographischen Faktoren, welche der Verbreitung der Tierarten und Tiergruppen zugrunde liegen, kennen gelernt haben und im vierten Kapitel uns an einzelnen Beispielen vergleichend vor Augen geführt haben, wie die Faktoren in den verschiedenen Faunen gesetzmäßig zur Wirkung gekommen sind, wollen wir im nachfolgenden die Wirkung der Faktoren auf die Verbreitung einzelner Tierarten etwas näher ins Auge fassen, um dann zu versuchen, wie sich aus der Verbreitung der einzelnen Arten allgemeine Verbreitungsgebiete aufbauen lassen. — Da in jeder Tiergruppe die Ausbreitungsmittel verschieden sind, hat man behauptet, man müsse in jeder Tiergruppe von besonderen Gesichtspunkten aus an die Erforschung der Verbreitungstatsachen herantreten. Die Tiergeographie müsse deshalb für jede Tiergruppe eine andere sein. Es könne also keine allgemein gültige Tiergeographie geben. — Wenn das richtig wäre, so könnte man noch weiter gehen und behaupten, daß jede Tiergattung, ja, jede Tierart ihre besondere Tiergeographie verlange, weil die Faktoren, welche die geographische Verbreitung bedingen, bei allen Tierarten verschieden sind und weil tatsächlich kaum zwei Tierarten genau die gleiche Verbreitung besitzen. So ist z. B. unter den *Gasteracantha*-Arten eine Art vorhanden, *G.* (*Thelacantha*) *mammosa*, welche besonders auf isolierten Inseln vorkommt und damit beweist, daß sie weit bessere Ausbreitungsmittel besitzen muß, als alle anderen Arten. Auf der Karte I ist ihr scheinbarer Ausbreitungsweg durch feine Punktlinien angedeutet. — Da eine einzige Erdgeschichte der Verbreitung aller Tierarten zugrunde liegt und dieselben ökologischen Faktoren auf alle Tierarten einwirkten, werden sich auch wohl einheitliche Gesichtspunkte finden lassen, trotz der Verschiedenheit der Ausbreitungsmittel (S. 52 ff.). Muß es doch gerade unser höchstes Ziel sein, aus den Verbreitungstatsachen in den verschiedenen Tiergruppen die einheitliche Erdgeschichte herauskristallisieren zu lassen. — Erdgeschichtlich am wichtigsten sind zweifellos die Tiergruppen mit unvollkommenen Ausbreitungsmitteln, wie es z. B. die nichtfliegenden Säugetiere sind. Die Wirkung der in allen Tiergruppen maßgebenden ökologischen Faktoren aber kommt am besten in der Verbreitung der Tiere mit sehr guten Verbreitungsmitteln, wie es z. B. die Radnetzspinnen sind, zum Ausdruck. So zeigt die Verbreitung der *Nephila maculata* von Vorderindien bis Neuholland an, daß die Lebensbedingungen in diesem tropischen

Digitized by Google

Regengebiet, obgleich die Erdgeschichte in den einzelnen Teilen eine völlig verschiedene Säugetierfauna geschaffen hat, die gleichen sind, und dasselbe ergibt sich aus der Verbreitung der *Nephila madagascariensis* von Ostafrika über Madagaskar bis zu den Seychellen. Solche Gegensätze in der Verbreitung verwischen nicht das erdgeschichtliche Verbreitungsbild, sondern lassen es nur noch um so klarer hervortreten. Tiergeographisch werden wir Madagaskar von dem afrikanischen Festlande trennen müssen, Indien von Australien, selbst wenn einzelne Tierarten über beide Teile ausgebreitet sind. Ob wir aber der scharfen Abgrenzung der Fauna, welche sich aus einem verhältnismäßig schmalen Meeresarm ergibt, die tiergeographische Bedeutung geben sollen, die man ihr vielfach beigemessen hat, ist eine andere Frage, auf die wir noch zurückkommen werden. In solchen Fragen spricht vor allen Dingen auch die ursprüngliche Herkunft der Fauna,

Fig. 3. Nördlichste Orte des Vorkommens von *Argyope brunnichii*.

nicht allein die für gewisse Tiergruppen scharfe Ausbreitungsschranke, welche für diese Tiergruppen einen scharfen Gegensatz der gegenwärtigen Faunen geschaffen hat. — Nur durch Vergleich der Verbreitung möglichst vieler Tierarten mit verschiedenen Ausbreitungsmitteln wird man Verbreitungsgrenzen ziehen können, die annähernd der Verbreitung aller Tiergruppen gerecht werden und das muß eben unser Ziel sein. — Nach dem, was bisher an Tatsachen vorliegt, gibt es, wie gesagt, kaum zwei Tierarten, deren Verbreitung sich vollkommen deckte. Zurückzuführen ist die Verschiedenheit in der Verbreitung, abgesehen von den Ausbreitungsschranken, wohl immer auf ökologische Unterschiede der Wohngebiete. Ein Beispiel, das gerade der sehr ausbreitungsfähigen Familie der *Araneidae* entnommen ist, mag das zeigen.

Unter den Radnetzspinnen Mitteleuropas, deren Verbreitung schon verhältnismäßig gut erforscht ist, sind vier Arten vertreten, die am Mittelmeer ihr Hauptverbreitungsgebiet besitzen. Es sind *Argyope brunnichii*, *Aranea* (*Epeira*) *diodia*, *Ar. adianta* und *Ar. acalypha*. Ihre Verbreitung in Mitteleuropa ist auf den Kärtchen 3—6 durch Punkte zur Darstellung gebracht. Auf der sechsten kleinen

Digitized by Google

Karte ist auch die Häufigkeit des Vorkommens durch die Dichtigkeit der Punktierung, soweit möglich, zur Darstellung gebracht. Natürlich kommen die Arten auch an den durch Punkte bezeichneten Orten stets nur da vor, wo sich ökologisch geeignetes Gelände befindet.

Fig. 4.

— Die wärmebedürftigste, thermophilste Art ist *Argyope brunnichii* (Fig. 3). Sie kommt innerhalb Deutschlands nur um Berlin und am Rhein von Bingen bis Basel vor. — Das obere Rheintal ist als sehr

Fig. 5.

warmes Gebiet bekannt. Weniger bekannt ist, daß die Umgebung von Berlin ebenfalls sehr hohe Temperaturen aufzuweisen hat. Freilich gibt es noch einige weitere Gegenden in Deutschland mit mindestens gleich günstigen Temperaturverhältnissen. Teils sind diese zu wenig umfangreich, teils werden sie anderen ökologischen Bedürf-

Digitized by Google

nissen der Art nicht gerecht. Es ist deshalb die Verbreitung unserer Art innerhalb Deutschlands nach ökologischen Gesichtspunkten durchaus verständlich. — Etwas weniger thermophil ist *Aranea diodia* (Fig. 4). Sie hat innerhalb Deutschlands eine etwas weitere Verbreitung. Es kommen zu dem Vorkommen der ersten Art einige ebenfalls warme Landstriche Deutschlands hinzu. — Vollkommen anders ist die Verbreitung von *Aranea adianta* (Fig. 5). Sie ist namentlich an den Küsten Westeuropas allgemein verbreitet. Ihre Verbreitung mag sich teils aus ihrer Vorliebe für trockene Heiden erklären. Doch lieben auch die beiden ersten Arten, wie viele andere mediterrane Tiere, keineswegs die fruchtbarsten Stellen innerhalb der Striche ihres Vorkommens. Jedenfalls gibt ihre Vorliebe für Heiden für ihr Fehlen z. B. in der Mombacher Heide am Mittelrhein und an vielen anderen entsprechenden Orten Süddeutschlands keine Erklärung. Woher also

Fig. 6.

diese stark abweichende Verbreitung? — Ein Hauptunterschied in der Lebensweise der beiden letztgenannten Arten besteht darin, daß *Ar. diodia* als junges Tier überwintert, *Ar. adianta* als Ei. *Ar. diodia* kann sich also einer sehr niedrigen Wintertemperatur mehr oder weniger durch Verkriechen unter Laub usw. entziehen, während dies bei *Ar. adianta* nicht möglich ist. Letztere bleibt deshalb in ihrem Vorkommen auf das Küstengebiet mit weniger kalten Wintern beschränkt, welches andererseits der *Ar. diodia* nicht eine genügend hohe Sommertemperatur bietet. Der verhältnismäßig kalten und tierarmen bayrischen Hochebene fehlen alle drei Formen. Die Forscher, die in solchen Fällen stets eine Nachwirkung der Eiszeit vermuten, werden zunächst natürlich annehmen, daß die Arten nach der Eiszeit noch nicht bis zur bayrischen Hochebene vorgedrungen seien. Diese Annahme kann aber im vorliegenden Falle als völlig ausgeschlossen gelten, da die Radnetzspinnen in ihren Fäden ein ganz vorzügliches Ausbreitungsmittel besitzen, wie dies auch durch die Verbreitung der *Ar. adianta* bis Schweden hin bewiesen wird, und außerdem wäre wunderbar, daß sich *Ar. diodia* gerade nach allen geeigneten Orten warmer Lage hin hätte ausbreiten können, die doch zum

Digitized by Google

Teil weit voneinander entfernt sind, wenn nicht die günstigen Ausbreitungsmittel dabei eine wichtige Rolle gespielt hätten. Es mag hier wiederholt werden, daß wir bei allen sogen. Nachwirkungen der Eiszeit, die man jetzt noch in der Tierverbreitung will erkennen können, sehr kritisch sein müssen. — Als vierte Art kommt endlich noch *Aranea acalypha* (Fig. 6) hinzu, die noch etwas weniger wärmebedürftig ist. Sie ist fast über ganz Mitteleuropa verbreitet. In Schleswig-Holstein kommt sie allerdings nur noch auf dem unfruchtbaren Mittelrücken vor, in Skandinavien nur noch einzeln in den südlichsten Teilen und in Finnland fehlt sie ganz. Ebenso ist sie im ganzen Nordosten selten und scheint in Polen, ebenso wie in Finnland, zu fehlen. Besonders zahlreich ist sie in Ungarn, Frankreich und Belgien bis Holland hinauf, ferner am Rhein, bei Berlin und in Mittelschlesien. Selten ist sie besonders auch auf der bayerischen Hochebene, fehlt aber an Orten warmer Lage mit dürftigem Pflanzenwuchs nirgends, wie sie denn an geeigneten Orten in den nördlichen Alpen und im Mittelgebirge sogar über 800 m aufsteigt.

Diese vier Arten zeigen uns nicht nur, daß die einzelnen Tierarten eine verschiedene Verbreitung besitzen, sondern auch, daß es scharfe Verbreitungsgrenzen nicht gibt. — In der Nähe ihrer äußersten Verbreitungsgrenze zeigt sich das Vorkommen immer mehr lokalisiert. — Dehnen wir unsere Beobachtungen auf mehrere Jahre aus, so zeigt sich außerdem, daß die Arten an Orten ihres äußersten Vorkommens in ungünstigen Jahren bisweilen ganz verschwinden, um in günstigen Jahren wieder zu erscheinen. Alle diese Erfahrungen zeigen zur Genüge, wie schwierig es ist, Tiergebiete so gegeneinander abzugrenzen, daß sie möglichst den von der Natur gegebenen Tatsachen entsprechen. — Ein Beispiel, wieder den Verhältnissen Mitteleuropas entnommen, mag zeigen, wie man in derartigen Fällen vorgehen kann.

Macht man einerseits in Schleswig-Holstein (etwa bei Seebad Dahme) eine Anzahl von Fängen am Boden, und zwar unter den verschiedensten Lebensbedingungen, teils unter Steinen, teils unter Laub im Buchenwalde, teils zwischen Gras an unbebauten sonnigen Plätzen, an sumpfigen Orten usw. und andererseits ähnliche Fänge weiter östlich, in der Provinz Brandenburg (etwa bei Chorin und Rüdersdorf) und vergleicht die beiderseitigen Fänge in ihrer Gesamtheit, unter spezieller Berücksichtigung der in ihnen enthaltenen Asseln (*Isopoda*) mit einander, so wird man bemerken, daß die Asselfauna der beiden genannten Provinzen schon recht verschieden ist. Einige Arten werden zwar in den Fängen beider Provinzen etwa gleich zahlreich sein. Dahin gehören: *Ligidium hypnorum*, *Trichoniscus pusillus*, *Porcellium conspersum* und *Armadillidium cinereum*. Andere, wie *Trichoniscus riparius*, *Porcellio nodulosus* und *Armadillidium zenckeri*, wird man nur in Brandenburg bekommen, noch andere, wie *Philoscia muscorum sylvestris* und *Oniscus asellus*, nur oder fast nur in Schleswig-Holstein. Noch andere Asseln werden sich in den Fängen beider Provinzen finden, jedoch in sehr verschiedener Zahl. So wird sich *Porcellio scaber* in Schleswig-Holstein besonders zahlreich zeigen, *Porcellio rathkei* in Brandenburg häufiger. — In England würde man etwa dieselben Asselarten bekommen wie in Schleswig-Holstein und es würde in Nordengland auch kaum etwas Neues hinzukommen, wenigstens nicht in wesentlicher Individuen-

Digitized by Google

zahl. Zwischen Schleswig-Holstein und Brandenburg kann man also ein westliches Verbreitungsgebiet von einem östlichen abgrenzen, nicht zwischen England und Schleswig-Holstein. Wie aber ist die Grenze zu ziehen? — Da die Verbreitungsgrenzen der genannten Asselarten, nach unseren Erfahrungen bei *Aranea*, kaum zusammenfallen werden und, soweit uns bisher Fundorte vorliegen, auch tatsächlich nicht zusammenfallen, sind nur zwei Wege möglich: Entweder man wählt eine Art aus und läßt die Grenzlinie mit den äußersten Punkten des Vorkommens dieser Art zusammenfallen, oder man wählt die Grenzlinie so, daß man alle Formen berücksichtigt, daß die westlichen und die östlichen Formen sich also etwa das Gleichgewicht halten. Die letztere, die statistische Methode, ist sicher die beste. Sie ist aber zurzeit noch sehr schwierig auszuführen. Deshalb empfiehlt es sich vor der Hand, im allgemeinen die erstere Methode, die

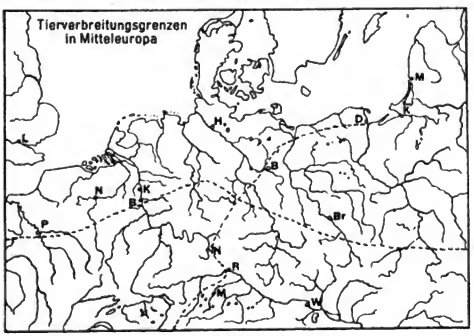


Fig. 7.

Methode der Leitformen, zu wählen. — Natürlich darf man dabei nicht zu schematisch verfahren, muß vielmehr auch der Häufigkeit Rechnung tragen (S. 4 ff.) und ein ganz vereinzeltes Vorkommen außerhalb der Grenzen des zahlenmäßig normalen Vorkommens unberücksichtigt lassen.

Im vorliegenden Falle kann man z. B. *Philoscia muscorum sylvestris* zur Grenzbestimmung eines nordwestlichen Tiergebietes benutzen. An der Ostseeküste kommt diese Art noch bei Danzig zahlreich vor, im Binnenlande bei Potsdam, nach Süden hin bei Bonn und Paris. Damit wäre die Grenzlinie festgelegt. Ein vereinzeltes Vorkommen in der Haardt kann unberücksichtigt bleiben. Im Süden fällt die Grenzlinie etwa mit der Nordgrenze des Vorkommens einer anderen Asselart, *Philoscia minuta*, zusammen. Diese südlichere Art ist aber weiter nach Osten verbreitet und mag auch im Osten die Grenze zwischen Nord und Süd bestimmen. Für den Nordosten würde *Armadillidium zenckeri* charakteristisch sein, selbst wenn ein vereinzeltes Vorkommen bei Reichenhall sich als richtig herausstellt[1]).

[1]) **Die Stücke sollen nach Verhoeff kleine Unterschiede zeigen.**

Digitized by Google

In der Verlängerung der Grenze zwischen dem Nordosten mit *Armadillidium zenckeri* und dem Nordwesten mit *Philoscia muscorum sylvestris* nach dem Süden hin könnten, statt dieser beiden Arten, für den Südosten *Porcellio politus*, für den Südwesten *Porcellio lugubris* eintreten. Nahe der Nordgrenze ihres Vorkommens stoßen die Verbreitungsgebiete dieser beiden Arten zusammen. Nach Süden hin treten sie auseinander. In diesem Falle kann man den von beiden Formen frei bleibenden Teil halbieren. So kommt eine Vierteilung Mitteleuropas zustande, die auf dem Kärtchen (Fig. 7) zur Anschauung gebracht wird, und die auch für andere Tiergruppen, z. B. für Spinnen, den Tatsachen annähernd entspricht. Es scheint auch die Verbreitung vieler Falter einigermaßen diesem Schema zu entsprechen, wenn man nicht lediglich auf das Vorkommen, sondern auch auf die Häufigkeit achtet. Besonders der Nordwesten wird durch die Verbreitung vieler Falter sehr scharf charakterisiert, nicht etwa durch das Vorkommen bestimmter Arten, sondern durch das Fehlen sehr vieler Arten. — Es ist also mit dieser Grenzfestlegung ein vorläufiges Schema gegeben, das durch weitere Untersuchungen in anderen Tiergruppen sicher noch vielfach berichtigt bzw. verbessert werden kann. Hier soll es lediglich als Beispiel dienen, wie man bei Abgrenzung von Tierverbreitungsgebieten etwa vorgehen kann. Vor allem muß man sich zum Prinzip machen, die Grenze der Gebiete so zu legen, daß das Verbreitungsgebiet von wenigstens zwei Arten einer Gruppe in ihnen zusammenstößt, wie das obige Beispiel es zeigt. Die beiden Arten, welche die Grenze bezeichnen, werden auf dieser Grenzlinie oft gleichzeitig vorkommen und müssen dann gleich häufig bzw. gleich selten sein, oder sie fehlen auf der Grenzlinie beide und müssen dann in gleicher Entfernung von ihr, die eine auf der einen Seite der Grenzlinie, die andere auf der anderen auftreten.

Bei Festlegung der Grenzen macht man schon in Mitteleuropa die Erfahrung, daß das südliche Gebiet fast immer artenreicher ist als das nördliche, während von Westen nach Osten die Zahlen oft gleich sind. So kann man in dem angeführten Beispiel für den Nordwesten nur *Philoscia muscorum sylvestris* nennen, für den Nordosten nur *Armadillidium zenckeri*, während für den Südwesten zu *Philoscia minuta* noch *Philoscia muscorum muscorum*, *Trichoniscus albidus*, *Platyarthrus hoffmannseggii* und *Porcellio lugubris* hinzukommen, deren Verbreitung im einzelnen freilich noch recht verschieden ist. Für den Südosten kommt zu *Philoscia minuta* außer *Porcellio politus* noch *Trichoniscus roseus* und *Ligidium germanicum* hinzu, auch diese wieder mit verschiedenen Verbreitungsgrenzen. — Dieser große Formenreichtum der südlichen Teile von Mitteleuropa ist allerdings zum Teil darin begründet, daß im südlichen Teil durch das Auftreten von Gebirgen die Lebensbedingungen vielseitiger werden als in der norddeutschen Ebene. Zum Teil kommt darin aber auch schon die Abnahme der Artenzahl gegen den Pol hin zum Ausdruck (S. 79f.); denn auch in dem Berglande Skandinaviens wird scheinbar der Formenreichtum nicht wieder größer. — Was über die Artenzahl gesagt ist, gilt keineswegs auch für die Individuenzahl. Der Individuenreichtum kann während der günstigen Jahreszeit in den nördlicheren Gebieten ein ungeheurer sein. — Es läßt sich also schon innerhalb Deutschlands das allgemeine Gesetz erkennen, daß unter günstigeren Temperaturverhältnissen die Spezialisierung eine größere wird, ein

Digitized by Google

Gesetz, das sich mit aller Sicherheit im Plankton des Ozeans (S. 80), dann aber auch in Südamerika erkennen ließ (S. 81). Diese Abnahme der Artenzahl irgendwie mit der Eiszeit in Zusammenhang bringen zu wollen, kann jedenfalls als verfehlt gelten.

VI. Entwicklungszentren und Ausbreitungsherde auf der Erde.

In den letzten Kapiteln war wiederholt davon die Rede (S. 65), daß eine Fauna mehr oder weniger formenreich sein kann, und daß ein größerer Formenreichtum stets als eine weiter fortgesetzte Spezialisierung, eine weiter fortgesetzte Arbeitsteilung im Haushalt der Natur zu verstehen ist. In der Tat scheint allgemein der Grundsatz zu gelten: Je länger eine Fauna ungestört durch neue Einwanderer sich selbst überlassen blieb, um so mehr sind die einzelnen, im zweiten Kapitel genannten, ökologischen Faktoren Anlaß zur Artbildung gewesen, da in diesen Fällen Arten vorhanden sind, die den verschiedenen ökologischen Faktoren ganz speziell entsprechen. Die ökologischen Faktoren müssen uns also gleichsam als die Schöpfer der Arten erscheinen, sie boten jedenfalls Gelegenheit, daß die Tierarten sich ihnen anpassen konnten. Um sich aber spezielleren Lebensbedingungen anpassen zu können, mußten sie sich in neue Arten spalten. — Wie diese Anpassung der Arten an die ökologischen Faktoren sich vollzogen haben kann, ist eine Frage, auf die hier nicht ausführlich eingegangen werden kann. — Zwei Möglichkeiten sind denkbar, eine aktive und eine passive Anpassung: Entweder es veranlaßten die ökologischen Faktoren die Tier- (und Pflanzen-)arten unmittelbar, sich ihnen anzupassen. Die Organismen würden dann die Fähigkeit besitzen, auf eine derartige Einwirkung der Faktoren sich in entsprechender Weise umzuwandeln. Oder die Anpassung kommt dadurch zustande, daß die am wenigsten den Faktoren entsprechenden Individuen unausgesetzt entweder bei der Konkurrenz mit günstigeren Individuen oder durch eine ausgedehntere, von Feinden ausgehende Dezimierung ausgeschaltet werden. Die erstere Ansicht vertrat Lamarck, die zweite Darwin. Wer von den beiden Recht hat, das kann hier, wie gesagt, nur andeutungsweise berührt werden. — Da Lamarck mit seiner Theorie gar keinen Erfolg hatte, die Abstammungslehre vielmehr erst durch Darwin allgemein zur Aufnahme gelangt ist, dürfen wir wohl annehmen, daß die Darwin'sche Selektionslehre die Forscher im allgemeinen mehr befriedigt hat als die Lehre Lamarcks. Und in der Tat sieht man nicht recht ein, wie z. B. die weiße Farbe des Schnees sollte bewirken können, daß bei Säugetieren und Vögeln die Haare bzw. die Federn weiß werden, was die Lamarck'sche Theorie verlangt. Man sieht das um so weniger ein, da sich experimentell nicht die geringste Spur einer derartigen direkten Anpassung hat nachweisen lassen. Dagegen ist jedem Tierzüchter eine bekannte Tatsache, daß man durch geeignete Zuchtwahl eine Tierart gänzlich umwandeln kann. Alle Beobachter wissen außerdem aus eigener Erfahrung, daß man irgend einen Gegenstand, (also auch ein Tier) um so leichter bemerkt, je mehr er in seiner Färbung mit der Farbe der Umgebung kontrastiert, und ein sehr einfacher logischer Schluß ergibt, daß,

Digitized by Google

wenn von dem Bemerktwerden die Existenz eines Tieres abhängt, wie dies oft der Fall ist, daß dann die in Färbung am meisten mit der Farbe der Umgebung kontrastierenden Individuen immer in erster Linie von Feinden gefunden werden und deshalb zugrunde gehen werden. Die am wenigsten kontrastierenden bleiben übrig und können durch Vererbung ihre günstige Färbung auf ihre Nachkommen übertragen. Daß sich dabei im Laufe langer Zeiträume die Farbe der Art immer mehr der Farbe der Umgebung, im hohen Norden also der weißen Farbe des Schnees, nähern muß, ist jedem klar, namentlich dem Tierzüchter. Weiß dieser doch, daß er bei seiner Zucht neuer Rassen auch nicht anders verfährt. — Direkt beobachten können wir den Vorgang freilich meist nicht, weil selten eine solche Farbenanpassung sich in der Gegenwart unter unseren Augen vollzieht. Nur das wissen wir, daß verwildernde Kaninchen bald wieder die wenig auffallende braungraue Farbe annehmen, und da eine unmittelbare Einwirkung der Farbe der Umgebung experimentell nicht nachweisbar ist, muß wohl die Naturauslese eine solche bewirken.

Daß eine Anpassung an spezielle Lebensbedingungen, sei es in dieser oder in jener Weise, in der Natur wirklich vorkommen muß, liegt in vielen Fällen so offen zutage, daß wohl kein Zoologe mehr daran zweifelt. Man braucht nur an den Körperbau des Maulwurfs und der Wale zu erinnern, zwei Säugetiere, von denen jedes wie für die Bewegung in seinem Medium geschaffen erscheint, der Maulwurf für die Bewegung in der Erde, der Wal für die Bewegung im Wasser.

Für den Tiergeographen muß vor allem von Interesse sein, ob eine durch Spezialanpassung hervorgerufene Artspaltung über weite Teile der Erdoberfläche sich gleichzeitig vollzieht, oder ob diese von einem Punkte der Erdoberfläche ausgeht und dann allmählich sich über immer weitere Flächen ausdehnt.

Da Artbildungen sehr langsam vor sich gehen, da jedenfalls im allgemeinen Jahrtausende nötig sein werden, bis eine neue gute Art entstanden ist, sind wir in Beantwortung dieser Frage ganz auf die indirekte Forschung angewiesen. — Wir müssen also nach Tatsachen suchen, die uns indirekt über die Entstehung und die Ausbreitung neuer Arten und Gattungen aufklären können. — Was diese indirekte Beweisführung anbetrifft, so mag in erster Linie auf eine Erscheinung in der Tierverbreitung aufmerksam gemacht werden, welcher wir in den verschiedenen Tiergruppen begegnen, auf die ringförmige Verbreitung mancher Untergattungen und Gattungen. — Beginnen wir mit den höchststehenden Tierformen, so begegnen wir gleich in der Ordnung der Vierhänder einem sehr typischen Beispiel[1]): Die Paviane (Untergattung *Papio*) sind verbreitet vom Senegal bis Abessinien, dann durch Mittel- und Ostafrika bis zum Kaplande und in den südlichen Teilen Afrikas vom Osten bis an den atlantischen Ozean. Sie fehlen aber in Kamerun und in den benachbarten Teilen Westafrikas. — Daß sie gerade in diesen, durch die allerüppigste Vegetation ausgezeichneten Teilen Afrikas fehlen, muß auffallen, und man könnte zunächst glauben, daß die Paviane als Bodenbewohner den dicht bewaldeten Teil Westafrikas meiden, zumal da man von einzelnen Arten (*P. hamadryas* und *porcarius*) weiß, daß sie echte

[1]) **Auf das hier genannte Beispiel einer ringförmigen Verbreitung machte Herr Prof. Matschie den Verfasser freundlichst aufmerksam.**

Digitized by Google

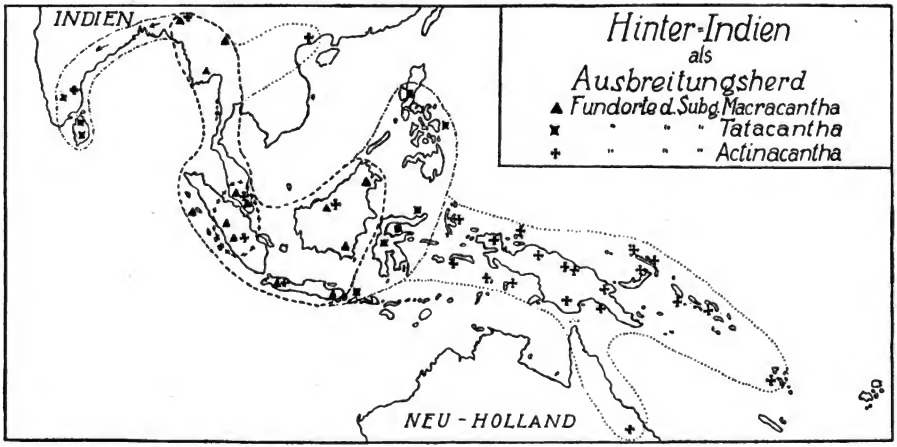


Fig. 8. Das Entwicklungszentrum auf Sumatra und Südmalakka (Verbreitung von *Macracantha arcuata* var. *fabricii*) ist durch kleine Kreuze umgrenzt, die *Macracantha*-Welle durch kurze Striche, die *Tatacantha*-Welle durch Strichpunkte und die *Actinacantha*-Welle, soweit sie über jene hinausgegangen ist, durch Punkte.

Digitized by Google

Felsbewohner sind. Von anderen Pavianarten (z. B. *P. anubis*) aber weiß man ebenso sicher, daß sie den Urwald lieben. Wir müssen also nach einer anderen Erklärung der eigenartigen Verbreitung suchen: Es zeigt sich nun, daß gerade diejenigen Teile Westafrikas, welche keine Paviane besitzen, von einer anderen Untergattung des Bodenaffen, von den Mandrillarten (*Mandrillus*) bewohnt werden, und es liegt sehr nahe, anzunehmen, daß sich daraus das Fehlen der Paviane erklärt, da ein anderer Grund nicht zu finden ist. Die scharfe Konkurrenz der Mandrille scheint also der Grund zu sein, daß die Paviane sich in diesen Gegenden nicht halten können. Wie ist aber dann das augenblickliche Verbreitungsbild entstanden? — Bekannt ist, daß in der Pliozän- und Pleistozänzeit Paviane in Indien und in Nordafrika vorkamen. Drangen diese vielleicht von dort in das mittlere Afrika ein und fanden Kamerun bereits von den Mandrillen besetzt? Diese Annahme kann wenig befriedigen; denn einerseits versteht man nicht, warum die Paviane den Mandrillen in der Besetzung der mittleren und namentlich der südlicheren Teile Afrikas zuvorkamen und zweitens bliebe unerklärt, woher die Mandrille ihren Ursprung genommen haben. — Soweit man sieht, gibt es für ein so eigenartiges Verbreitungsbild, wie die Paviane und die Mandrille es bieten, nur eine einleuchtende Erklärung, nämlich die, daß zuerst das ganze Gebiet von Pavianen bewohnt war, daß sich dann der Mandrill als eine neue Art von den Pavianen abspaltete und daß dieser, als der im Kampfe ums Dasein tüchtigere, bei der Konkurrenz die Paviane nach außen verdrängte. Ist diese Erklärung die richtige, so wären die Mandrille die jüngere Formenreihe. Für diese Annahme fehlt allerdings noch der paläontologische Beweis. Morphologisch scheint der Mandrill allerdings differenzierter und deshalb jünger zu sein. Von einem Beweis, daß er aus morphologischen Gründen jünger sein muß, kann aber nicht die Rede sein.

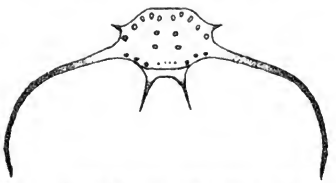


Fig. 9. Hinterleib von *Gasteracantha* (*Macracantha*) *arcuata* var. *fabricii*.

Wir wenden uns deshalb einem anderen Beispiel zu, bei dem sich das relative Alter der Formen mit aller Sicherheit erkennen läßt, der Spinnengattung *Gasteracantha* und speziell der Gruppe der Untergattungen *Tatacantha* und *Macracantha*. — Die Untergattung *Tatacantha* ist hier diejenige, welche einen deutlichen Ring bildet. Sie kommt, wie die Kartenskizze (Fig. 8) zeigt, einerseits auf Ceylon und in Vorderindien und andererseits auf den Philippinen, auf Celebes und Lombok vor, fehlt dagegen auf der Halbinsel Malakka, auf Sumatra, Borneo und Java. Wo sie fehlt, ist sie durch die Untergattung *Macracantha* vertreten. Das Verbreitungsbild ist also im grunde genommen das gleiche, wie bei der Untergattung *Papio* und *Mandrillus*. Von der Untergattung *Macracantha* ist der Hinterleib der einzigen Art, *M. arcuata* in Fig. 9 dargestellt. Die Untergattung zeichnet sich vor der Untergattung *Tatacantha* und überhaupt vor allen

Digitized by Google

anderen Spinnenarten durch die außerordentlich langen Stacheln des Hinterleibes aus. — Da die Spinnen normalerweise keine Stacheln am Hinterleibe besitzen, muß die Untergattung *Macracantha* mit den längsten Stacheln durch ein Stadium mit kürzeren Stacheln, wie wir es in der Untergattung *Tatacantha* (Fig. 10) kennen, hindurchgegangen sein. Es ist demnach klar, daß *Macracantha* jünger sein muß als *Tatacantha*. Bei diesem Beispiel aus der Gattung *Gasteracantha* können wir noch einen Schritt weiter gehen und auch die Untergattung *Actinacantha* (Fig. 11) in das Verbreitungsbild hineinziehen. Die Untergattung *Actinacantha* steht der Untergattung *Tatacantha* im allgemeinen sehr nahe und ist nur durch noch kürzere Stacheln ausgezeichnet. Sie muß also noch älter sein als *Tatacantha*. Ihr Hauptverbreitungsgebiet liegt, dem höheren Alter entsprechend, außerhalb des durch die Untergattung *Tatacantha* gegebenen Ringes. Namentlich ist sie über Neuguinea, den Bismarck-Archipel, die Salomonsinseln (*A. scintillans*) bis zu den Neuen Hebriden (*A. regalis*) verbreitet. Andererseits kommt eine Art (*A. sororna*) bei Madras vor. Eine Art (*A. hasselti*) besitzt die Untergattung allerdings, welche sich dem Schema nicht fügt, sondern zerstreut im ganzen Verbreitungsgebiet der Untergattung *Macracantha* vorkommt. Sehen wir von dieser Art, die nicht nur morphologisch, sondern auch ökologisch eine Sonderstellung einzunehmen, d. h. unter abweichenden Lebensbedingungen vorzukommen scheint, ab, so haben wir in den Untergattungen *Tatacantha* und *Actinacantha* nicht nur einen einfachen Ring, wie bei den Pavianen, sondern sogar einen doppelten Ring vor uns, der sich, wie dies bei den Pavianen schon klargelegt wurde, nur so erklären läßt, daß durch das Auftreten einer neuen Form im Entwicklungszentrum jedesmal die nächstältere Form weiter nach außen gedrängt wurde. — Von Sumatra als Entwicklungszentrum ging also zunächst die *Actinacantha*-Welle aus. Dann folgte die *Tatacantha*-Welle und jetzt hat eine dritte Welle, die *Macracantha*-Welle, die Grenzen des Entwicklungszentrums bereits überschritten. Die Gattung *Macracantha* hat sich bisher noch nicht in Arten differenziert. Aber es bahnt sich in der Varietät *fabricii* mit langen Hinterstacheln, die nur auf Sumatra und Malakka gefunden wird, bereits eine neue, vierte Welle an. Die *Tatacantha*-Welle aber gelangte bereits bei ihrem Vordringen nach außen an den verschiedenen Seiten in Länder mit etwas verschiedenen Lebensbedingungen, und es ist klar, daß unter den verschiedenen äußeren Einwirkungen die Art nicht an allen Seiten genau dieselbe blieb, sondern sich zu verschiedenen Arten entwickelte. Die Umwandlungen infolge der von einander abweichenden Lebensbedingungen waren aber in unserem Falle verhältnismäßig gering, so daß man die Arten noch als zu derselben ringförmigen *Tatacantha*-Welle gehörend erkennt. — Die wellenartige Ausbreitung von einem Entwicklungszentrum aus macht uns nun auch das diskontinuierliche Vorkommen, das in allen

Fig. 10. Hinterleib von *Gasteracantha* (*Tatacantha*) *sanguinea*.

Fig. 11. Hinterleib von *Gasteracantha* (*Actinacantha*) *sapperi*.

Digitized by Google

Tiergruppen zu beobachten ist, und das wir oben (S. 71) bereits in der Gattung *Tapirus* eingehender kennen lernten, verständlich. Es ist klar, daß aus einer ringförmigen Verbreitung eine diskontinuierliche werden muß, sobald der sich weiter ausbreitende Ring auf Meeresteile oder auf andere für die betreffende Tiergattung unbewohnbare Teile der Erdoberfläche stößt. Während bei den Pavianen der Ring nach Osten hin annähernd kontinuierlich ist, ist er bei *Tatacantha* durch die insulare Lage schon diskontinuierlich geworden. Namentlich ist das Vorkommen auf Ceylon und in Vorderindien schon weit von dem Vorkommen auf den Philippinen und auf Celebes getrennt.

Wie wir jetzt in Kamerun und auf den Sundainseln mit Malakka, also in Gegenden äußerst üppiger Vegetation ein Entwicklungszentrum vor uns haben, so muß früher einmal im Norden ein Entwicklungszentrum existiert haben. Wir sahen uns schon beim Eingehen auf die Verbreitung der Tapire veranlaßt, ein solches anzunehmen und konnten dessen frühere Existenz auch durch paläontologische Belege sicherstellen. Mit Hilfe eines nordischen Entwicklungszentrums erklärt sich auch das Vorkommen nahe verwandter Gattungen oder Arten auf den Südspitzen der jetzt weit nach Süden vorragenden Landmassen in der einfachsten Weise, ohne daß wir nötig hätten, Dämme durch den tiefen südlichen Ozean anzunehmen. Wir kommen also zur Erklärung aller tiergeographischen Tatsachen mit Niveauänderungen mäßigen Umfangs, wie sie durch paläontologische Tatsachen unmittelbar sichergestellt sind, vollkommen aus.

Da es sich bei der wellenartigen Ausbreitung stets um eine doppelte Umwandlung handelt, einerseits um eine Neubildung im Entwicklungszentrum und andererseits um eine Wandlung auf den verschiedenen Etappen der Ausbreitung, so wird der Vorgang vielfach ein sehr verwickelter werden und oft schwer zu übersehen sein. Man sollte deshalb die Ausbreitung in allen Tiergruppen genau verfolgen. Der Vorgang muß klar zum Ausdruck gelangen, wenn man den Stammbaum der Gruppe, wie er sich bei sorgfältigen systematisch-morphologischen Arbeiten mit einem gewissen Grad von Sicherheit ergibt, im Anschluß an die augenblickliche Verbreitung der Formen in eine Karte einträgt. Durch eine solche Eintragung erlangt die Spezialuntersuchung einen allgemeinen, erdgeschichtlichen Wert und durch Eintragung vieler Stammbäume aus verschiedenen Tiergruppen wird man etwaige Fehler allmählich immer mehr ausschalten können, und es wird schließlich die Erdgeschichte selbst herauskristallisieren. Als Beispiel sei hier der Stammbaum der Radnetzspinnengattung *Gasteracantha* in die Karte eingetragen (I). Es zeigen sich in diesem Stammbaum einige Sonderheiten, die schon an erster Stelle bei der Eintragung in die Karte irgendwie zum Ausdruck gelangen müssen. — Einerseits zeigt sich, daß die Arten, welche in Ostasien und in Amerika vorkommen, einander recht nahestehen. Sie gehören derselben Untergattung *Gasteracantha* (s. str.) an. Es kann diese nahe Verwandtschaft, wie die obigen Erwägungen ergeben, einen doppelten Grund haben: Entweder kommt durch die Ähnlichkeit der Formen die Nähe des Entwicklungszentrums, dem sie entstammen, zum Ausdruck. Oder es handelt sich um alte Urformen, die bei der Ausbreitung nach außen geschoben sind. Sie würden dann verhältnismäßig weit vom Entwicklungszentrum entfernt sein. Mit beiden Möglichkeiten müssen wir zunächst rechnen. — Eine zweite Eigenart der

Digitized by Google

Gasteracantha-Verbreitung besteht darin, daß die Untergattung *Pachypleuracantha* einerseits in Ostasien und andererseits in Afrika mit Madagaskar, nicht dagegen in Vorderindien mit Ceylon vertreten ist. Es könnten also die *Pachypleuracantha*-Arten von Vorderindien als dem gemeinschaftlichen Entwicklungszentrum aus sowohl nach Afrika und Madagaskar als nach Hinterindien mit Australien verdrängt worden sein. Wäre das richtig, so müßte die in Vorderindien vorkommende Untergattung *Collacantha* die Stammform der Untergattung *Pachypleuracantha* darstellen. Es müßte also ein Charakter, der schon in der Untergattung *Pachypleuracantha* angebahnt ist, in der Untergattung *Collacantha* ein Höhestadium der Entwicklung erreicht haben. Dies trifft aber entschieden nicht zu. *Collacantha* scheint vielmehr mit *Atelacantha*, einer hinterindischen Untergattung mit parallel nach den Seiten gerichteten Stacheln, in enger genetischer Beziehung zu stehen. — Man wird also das gemeinschaftliche Entwicklungszentrum der *Pachypleuracantha*-Arten Afrikas und Hinterindiens entweder im Süden oder im Norden zu suchen haben. In den südlichen Teilen von Afrika und Australien befinden sich jetzt aber zwei Untergattungen *Isoxya* und *Austracantha*, die sowohl einander als der Untergattung *Pachypleuracantha* recht fern stehen. Es liegt also kein triftiger Grund vor, das Entwicklungszentrum im Süden anzunehmen. Im Norden dagegen finden wir die Untergattung *Gasteracantha*, die entschieden primitive Charaktere zeigt, und die der gemeinschaftlichen Stammform am nächsten stehen dürfte, und da diese Untergattung sowohl in Ostasien als in Nordamerika weit nach Norden hinauf verbreitet ist, soweit, wie die jetzt waltenden Temperaturverhältnisse es überhaupt zulassen, so scheint auch im hohen Norden, nahe der Grenze zwischen Ostasien und Nordamerika der gemeinschaftliche Ausbreitungsherd existiert zu haben. — Da es in Amerika zu einer weit geringeren Differenzierung innerhalb der Gattung *Gasteracantha* gekommen ist, als in der alten Welt, so befand sich das Entwicklungszentrum entschieden auf der asiatischen, nicht auf der amerikanischen Seite. Es ist alles das auf der Karte I zur Darstellung gelangt.

Wir kommen hier also zu einem ähnlichen Resultat, wie oben bei der Verbreitung der Tapire (S. 71), hier auf Grund rein morphologischer Tatsachen, dort auf Grund paläontologischer Tatsachen. Dort wie hier erweist sich der Norden als ein erloschenes Entwicklungszentrum und es scheint, wie jetzt die Verbreitung der Gattung *Gasteracantha* zeigt, der Ausgangspunkt der Norden Asiens gewesen zu sein. Dies muß ganz besonders hervorgehoben werden. Da uns nämlich gerade der Nordosten Asiens paläontologisch noch völlig unbekannt ist, wird uns dadurch das Fehlen so vieler Stammformen, auch der Stammform des Menschengeschlechts, sofort verständlich. Auch die Menschenrassen können sich wohl nur vom Nordosten Asiens aus über die ganze Erde verbreitet haben, und die Zeit, zu der sie sich von dort ausbreiteten, mag wohl etwa dieselbe gewesen sein, die auch bei der Ausbreitung der *Gasteracantha*-Formen in Frage kommt, nämlich die jüngste Tertiärzeit. Das Entwicklungszentrum Ostasiens muß übrigens sehr lange bestanden haben, wohl mindestens seit der Kreidezeit. Denn schon bei einer Betrachtung über den Ursprung der Monotremen (S. 74) konnte hervorgehoben werden, daß die jetzigen Monotremen nach Ansicht der Morphologen wahrschein-

Digitized by Google

lich mit den fossil uns in Europa erhaltenen *Allotheria* gleicher Abstammung sind, daß aber die gemeinsame Stammform, die etwa in der Jura- oder Kreidezeit gelebt haben muß, noch unbekannt sei.

VII. Eine tiergeographische Einteilung der Erdoberfläche.

Nachdem wir uns die Wirkung der ökologischen Faktoren auf die Verbreitung der Tiere in jeder Richtung vor Augen geführt haben, kann unser Thema, die Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie zu geben, als erschöpft angesehen werden. Da uns aber bei der gründlichen Berücksichtigung der ökologischen Faktoren die Faunen der verschiedenen Teile der Erdoberfläche vielfach in einem anderen Lichte erscheinen mußten, soll zum Schluß noch der Versuch gemacht werden, die Erdoberfläche von den veränderten Gesichtspunkten aus in Tiergebiete einzuteilen. — Für eine solche Einteilung muß, wenn sie der Natur entsprechen, wenn sie die Erdgeschichte im allgemeinen widerspiegeln soll, als erster Grundsatz gelten, daß die miteinander in Parallele gebrachten Teile auch wirklich gleichwertig sind. Nicht auf die Größe der Teile kommt es an, sondern darauf, daß die Faunen einheitlich sind, und das kann nur dadurch erreicht werden, daß jeder Teil etwa die gleiche Zahl systematischer Einheiten besitzt. — Man hat, wie so vieles andere, auch diesen Grundsatz bestritten, ohne jedoch etwas Besseres an die Stelle setzen zu können. Es sollen hier die Mängel der rein formalen, statistischen Methode auf diesem Gebiet keineswegs in Abrede gestellt werden: Vor allem fragt es sich doch immer, ob die systematischen Begriffe, welche die Grundlage der Einteilung liefern sollen, die nötige Gleichwertigkeit besitzen. Allein wenn wir den rein formalen statistischen Standpunkt verlassen, können wir nur Unsichereres an die Stelle des Unsicheren setzen. Jedenfalls ist soviel klar, daß die Zahl der für ein Gebiet charakteristischen, d. h. nur einem Gebiet zukommenden Formen sinken muß, sobald man Teile der Erdoberfläche, die tiergeographisch zusammengehören, auseinanderreißt. — Stellen wir uns auf den rein formalen Boden, so kann für die tiergeographischen Teile der Erdoberfläche im engsten Sinne eine gleiche Zahl charakteristischer Arten maßgebend sein, für die Teile in etwas weiterem Sinne eine gleiche Zahl charakteristischer Gattungen und für die Teile im weitesten Sinne die gleiche Zahl charakteristischer Familien.

Bevor wir uns des weiteren der Aufgabe einer gleichwertigen Einteilung der Erdoberfläche zuwenden, müssen wir uns zunächst darüber klar sein, wie wir diese Teile nennen wollen. Man hat die Teile im weitesten Sinne als tiergeographische „Provinzen", „Reiche", „Regionen", „Zonen" und „Gebiete" bezeichnet. Alle diese Ausdrücke haben den Mangel, daß sie auch in anderer Bedeutung angewendet werden und deshalb zu Verwechslungen Anlaß geben könnten. Setzt man aber in allen zweifelhaften Fällen das Adjektiv „tiergeographisch" hinzu, so scheinen sie alle sehr wohl verwendbar zu sein. Der allgemeinste Ausdruck ist „Gebiet". Dieser erscheint gerade wegen seiner Allgemeinheit weniger gut anwendbar. Er muß uns als allgemeine Bezeichnung ohne Rücksicht auf das spezielle Schema

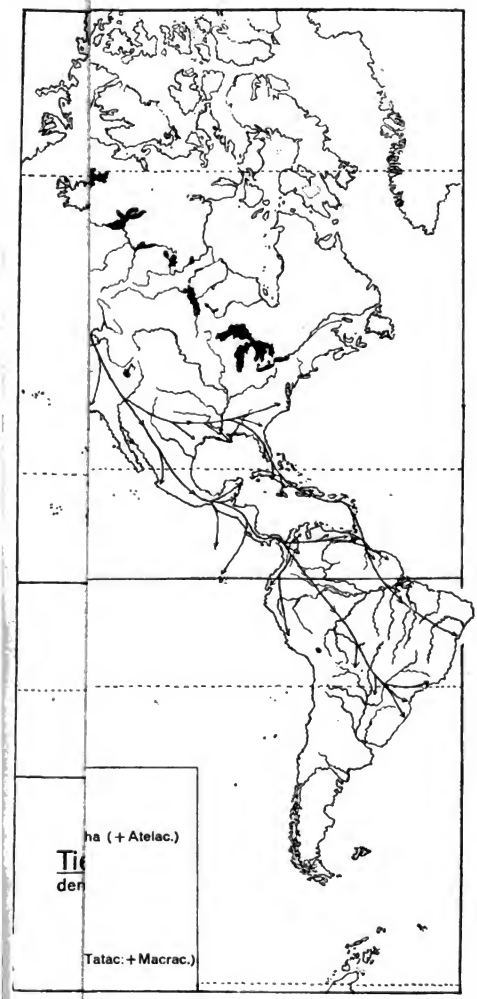
Digitized by Google

bleiben, wie er denn auch schon in den obigen Ausführungen stets in diesem allgemeinen Sinne verwendet worden ist. Der Ausdruck „Region" wurde von manchen Autoren abgelehnt, weil er im Gebirge für Höhenzonen allgemein üblich ist. Da es sich in diesem Falle aber auch oft um Verbreitungsfragen der Tierarten handelt, so ist bei Anwendung dieses Ausdrucks in der Tat noch am ersten eine Verwechslung möglich. Es soll hier deshalb ein ebenfalls sehr oft benutzter und außerdem fast der älteste Ausdruck „tiergeographische Reiche" Verwendung finden. Für die Unterabteilungen würde sich dann als der nächstliegende Ausdruck das Wort „Provinz" ergeben. In noch engerem Sinne könnte man von „Bezirken" sprechen, wiewohl dieser Ausdruck auch in ökologischem Sinne Verwendung gefunden hat. Auch das Wort „Gau" fand Verwendung.

Bei Einteilung der Erdoberfläche in Tiergebiete dürfen für uns vor allem nur Tatsachen, nicht vorgefaßte Ansichten über die Entstehung der Tiergebiete maßgebend sein. Nur der Grad der Verschiedenheit der Faunen darf in Frage kommen. Wie diese Verschiedenheit zustande gekommen ist, das läßt sich nur auf theoretischem Wege erschließen und wird stets einen gewissen Grad von Unsicherheit an sich tragen, wenn es auch unsere höchste Aufgabe sein muß, die Unsicherheit immer mehr einzuschränken. — Bei der Entstehung der Faunen wird es sich teils um die unmittelbare Einwirkung ökologischer Faktoren handeln, und nur zum Teil werden erdgeschichtliche Faktoren das augenblickliche Verbreitungsbild zustande gebracht haben. Als erdgeschichtliche Faktoren kommen besonders Wandlungen des Klimas und Wechsel der Ausbreitungsschranken, vor allem der Landverbindungen, in Betracht. Unter den ökologischen Faktoren kommen natürlich diejenigen, welche fast mit jedem Schritt verschieden sein können, am wenigsten in Frage. Tiergeographisch wichtig sind dagegen die klimatischen Faktoren, selbst wenn diese uns äußerst geringfügig erscheinen, da sie über weite Länderstrecken annähernd die gleichen zu sein pflegen und deshalb bei Entwicklung der Arten am längsten und konstantesten einwirken konnten.

Das Maß der Verschiedenheit zwischen zwei Faunen kann in brauchbarster Form natürlich nur bei Berücksichtigung aller Tiergruppen gewonnen werden und zwar, wie schon hervorgehoben wurde (S. 64), durch eine ausgedehnte Statistik. Da derartige, auf alle Tiergruppen sich erstreckende statistische Untersuchungen aber noch nicht vorhanden sind, sind wir vorläufig auf Tiergruppen angewiesen, die am besten gesammelt und beobachtet wurden. Dahin gehören vor allem wieder die Säugetiere, und deshalb sollen diese, wie in den Einteilungsversuchen der meisten früheren Autoren, in den Vordergrund gestellt werden. Es werden aber nach Möglichkeit auch andere Tiergruppen Berücksichtigung finden, namentlich bei der genauen Abgrenzung der Gebiete. Wie schon hervorgehoben wurde (S. 81 ff), sind die Verbreitungsgrenzen bei allen Tierarten etwas verschieden. Zwischen zwei Gebieten ist deshalb, wenn keine scharfe Verbreitungsschranke, wie etwa ein breiter Meeresarm, vorhanden ist, stets ein Übergangsgebiet vorhanden und es ist in einem gewissen Maße der Willkür anheimgegeben, wo man die scharfe Grenze zieht, wenigstens zur Zeit noch. Jeder Spezialforscher wird sie nach seinen Erfahrungen etwas anders legen. Es könnten Übergangsfaunen eingeschaltet werden, doch bleibt für deren Grenzbestimmung die-

Digitized by Google



Digitized by Google

selbe Unsicherheit bestehen und die Schwierigkeit hätte sich verdoppelt.

Die Versuche, die Erdoberfläche, namentlich nach der Verbreitung der Säugetiere, in Tiergebiete zu zerlegen, reichen in das achtzehnte Jahrhundert zurück. Die ältesten Arbeiten, die sich speziell mit diesem Gegenstand beschäftigen, scheinen die von ZIMMERMANN[1]) und von ILLIGER[2]) zu sein. Diese ersten Autoren waren vielfach auf die unsicheren Angaben von Reisenden angewiesen und mußten sich erst mühsam von den Irrtümern und Phantasien ihrer Quellen freimachen. — Ihre Einteilung ging nicht über die der geographisch unterschiedenen Erdteile hinaus. — Die erste Tierverbreitungskarte gab A. WAGNER[3]). Er unterscheidet fünf „Provinzen", eine nördliche Polarprovinz, etwa nach der Verbreitung des Eisfuchses und des Renntieres, eine nördlich gemäßigte Provinz, die bis Nordafrika, bis zum Himalaya und bis Mittelamerika reicht, eine mittlere Provinz, welche etwa den Tropengürtel rings um die Erde mit Einschluß von Südafrika, aber mit Ausschluß von Neuguinea und Nordaustralien umfaßt, eine australische Provinz von Neuguinea bis Neuseeland und eine Magellan-Provinz, welche die Südspitze von Südamerika umfaßt und bis zum 30. Breitengrade reicht. Er ist also der erste Autor, der ein arktisches Gebiet und ein gemäßigtes Gebiet rings um den Nordpol zusammenfaßt. Freilich erscheinen ihm auch die Tropenformen der ganzen Erde so ähnlich, daß er sie, mit Ausschluß des australischen Teils, als Einheit betrachtete. — Es folgt dann L. K. SCHMARDA[4]), der unter Berücksichtigung aller Tiere die ganze Erdoberfläche, mit Einschluß des Meeres, in 31 „Reiche" einteilt und zwar auf Grund des Vorherrschens gewisser Tiergruppen. So ist ihm Mitteleuropa das Reich der Insektivoren, Staphylinen und Carabicinen, Australien mit Einschluß Neuguineas usw. das Reich der Beuteltiere, der Monotremen und der honigsaugenden Vögel, Brasilien das Reich der Edentaten und der breitnasigen Affen usw. Das Werk gibt die faunistischen Verzeichnisse, welche damals in der Literatur bereits vorlagen, ziemlich vollständig wieder und bringt vor allen Dingen auch Schilderungen der Lebensbedingungen seiner verschiedenen Reiche, soweit der Autor Angaben in der Literatur fand. Es hat das Buch keineswegs die Beachtung gefunden, welche es verdiente. Vielfach kommen auf der Verbreitungskarte schon die späteren Subregionen von WALLACE zum Ausdruck, wenn auch teilweise die Grenzen etwas anders gezogen sind und in der Einteilung etwas weiter oder etwas weniger weit gegangen ist. Ein entschiedener Vorzug dem WALLACE'schen Werke gegenüber ist die Zusammenfassung eines einheitlichen arktischen Reiches und vor allem die stärkere Betonung der Ökologie. — Als nächster Autor ist dann P. L. SCLATER[5]) zu nennen, der sich allerdings fast ausschließlich auf die Verbreitung

[1]) Geograph. Geschichte des Menschen und der allgemein verbreiteten vierfüßigen Tiere. Leipzig 1758—1783.

[2]) Überblick der Säugetiere nach ihrer Verbreitung über die Weltteile in: Abh. d. Kgl. Akad. d. Wissensch., Berlin 1804—1811, (1815), S. 39—159.

[3]) Die geograph. Verbreitung der Säugetiere in: Abh. math.-phys. Cl. Kgl. Bayr. Akad. Wiss., Bd. 4, Abt. 1, 1844, S. 1—146, Abt. 2, 1845, S. 37—108, Abt. 3, 1845, S. 3—114.

[4]) Die geographische Verbreitung der Tiere, 3 Bde., Wien 1853.

[5]) On the general geographical distribution of the members of the class Aves in: Journ. Linn. Soc., Zool., London v. 2, 1858, p. 130—145.

Digitized by Google

der Vögel stützt. Seine Einteilung ist dadurch bekannter geworden, daß WALLACE seine sechs „Regionen" fast unverändert aufgenommen hat. SCLATER unterscheidet eine paläarktische, eine äthiopische, eine indische, eine australische, eine nearktische und eine neotropische Region. Da an dieser Einteilung auch heute noch in vielen Lehrbüchern festgehalten wird, werden wir noch wieder auf sie zurückkommen. Die nearktische und paläarktische Region bringt er in noch schärferen Gegensatz zu den andern dadurch, daß er die nearktische mit der neotropischen als neue Welt (creatio neogeana) der alten Welt (creatio palaeogeana) gegenüberstellt. Da mit den SCLATER'schen Regionen eine Grundlage geschaffen war, welche, namentlich durch die WALLACE'sche Autorität, lange Zeit als maßgebend galt, sollen im nachfolgenden besonders nur die Abweichungen kurz registriert werden: — Im Jahre 1866 schlägt A. MURRAY[1]) in einem ausführlichen Werk über die Verbreitung der Säugetiere eine Einteilung in vier „Regionen" vor, eine paläarktische, die er bis auf die Sahara ausdehnt, eine indoafrikanische, eine amerikanische und eine australische. — Im Jahre 1868 stellte HUXLEY[2]) den ganzen Norden als Arktogäa dem Süden als Notogäa scharf gegenüber und teilt die Notogäa in die neuseeländische, die australische und die austrokolumbische Region, letztere identisch mit der neotropischen Region SCLATERS. — Im Jahre 1871 gibt E. BLYTH[3]) eine Einteilung in sieben „Regionen" und 26 „Unterregionen". Seine Regionen sind die Borealregion, welche die paläarktische Region SCLATERS und die nearktische, mit den Antillen, mit Mittelamerika und mit den Anden bis Patagonien umfaßt, die kolumbische Region, beschränkt auf den Nordosten Südamerikas, die äthiopische, welche der äthiopischen Region SCLATERS mit Ausschluß Madagaskars aber ausgedehnt bis Nordceylon, entspricht, die lemurische Region, beschränkt auf Madagaskar und die umliegenden Inseln, die austroasiatische, die melanesische, welche die Hauptteile der australischen Region SCLATERS umfaßt und die polynesische Region mit Neuseeland. — In demselben Jahre tritt J. A. ALLEN[4]) für eine zirkumpolare Zusammenfassung ein und unterscheidet auf der nördlichen Hemisphäre — wie WAGNER — ein arktisches „Reich" und ein nördlich gemäßigtes Reich. — Im Jahre 1876 erscheint dann das bekannte Werk von A. R. WALLACE[5]), welches die sechs SCLATER'schen Regionen in je vier Subregionen einteilt. — Im Jahre 1878 hält J. A. ALLEN[6]) an seiner früheren Einteilung fest. Er unterscheidet eine arktische und eine nördlich gemäßigte Region, wie A. WAGNER, eine tropisch-amerikanische Region (Antillen, Zentralamerika, Brasilien), eine gemäßigt südamerikanische Region (Anden, Pampas), eine indoafrikanische Region (wie MURRAY), eine lemurische Region (wie BLYTH), ein australisches Reich

[1]) **The geographical distribution of mammals**, London 1866.
[2]) **On the classification and distribution of the Alectoromorphae and Heteromorphae in**: Proc. Zool. Soc. 1868, p. 294—319.
[3]) **A suggested new division of the earth into zoological regions, in**: Nature v. 3, 1871, p. 427.
[4]) **On the mammals and winterbirds of east Florida, in**: Bull. Mus. compar. Zool. v. 2, 1871, p. 161 ff.
[5]) **The geographical distribution of animals**, London 1876. Die geographische Verbreitung der Tiere, Dresden 1876.
[6]) **The geographical distribution of mammals in**: Bull. U. S. geol. Survey v. 4, p. 313—76.

Digitized by Google

und eine antarktische Region. — Im Jahre 1887 faßt A. HEILPRIN[1]) die nördlichsten Teile der alten und neuen Welt als eine holarktische Region zusammen, von der er in der neuen Welt eine sonorische, in der alten Welt eine mediterrane Übergangsregion unterscheidet. — A. REICHENOW[2]) hebt 1888 den Wert der Vögel für eine tiergeographische Einteilung, den Säugetieren gegenüber, besonders hervor und unterscheidet nach der Verbreitung der Vögel sechs „Zonen", eine arktische Zone, eine westliche Zone (westlich gemäßigte und südamerikanische Region), eine östliche Zone (östlich gemäßigte Region, äthiopische Region und malayische Region), eine südliche Zone (australische Region und neuseeländische Region) eine madagassische Zone und eine antarktische Zone. — K. MÖBIUS[3]) unterscheidet 1891 zwölf gleichwertige „Gebiete", das Nordpolargebiet, das europäisch sibirische Gebiet, das Mittelmeergebiet, das chinesische Gebiet, das indische Gebiet, das afrikanische Gebiet, das madagassische Gebiet, das australische Gebiet, das neuseeländische Gebiet, das nordamerikanische Gebiet, das südamerikanische Gebiet und das Südpolargebiet. Von den WALLACE'schen Subregionen fallen also die vier nordamerikanischen, die vier südamerikanischen, die vier orientalischen, drei äthiopische, drei australische und eine paläarktische ganz fort, die andern werden höher bewertet. Zu den REICHENOW'schen Regionen kommt das Mittelmeergebiet und das chinesische Gebiet hinzu. MÖBIUS hat (nach SCHMARDA zum erstenmal) auch wieder das Meer in Gebiete eingeteilt. — Auf die Einteilung des Meeres in Regionen und Subregionen geht 1896 A. E. ORTMANN[4]) näher ein. Für die Litoralfauna unterscheidet er eine arktische Region (arktisch-zirkumpolare, atlantisch-boreale und pazifisch-boreale Subregion), eine indopazifische Region, eine westamerikanische Region, eine ostamerikanische Region, eine westafrikanische Region und eine antarktische Region, für das Plankton außer der arktischen Region, die er ebenso einteilt, eine indopazifische Region, eine atlantische Region und eine antarktische Region mit einer notal-zirkumpolaren und einer antarktisch-zirkumpolaren Subregion. — Über die Verbreitung der Landtiere liegt ein neueres 1897 erschienenes Werk von R. LYDEKKER[5]) vor, in welchem dieser Autor, indem er von den Säugetieren ausgeht und im Anschluß an ALLEN und HEILPRIN ganz besonders auch die paläontologischen Tatsachen berücksichtigt, drei Reiche mit zehn Regionen unterscheidet. I. Notogäisches Reich. 1. Australische Region. 2. Polynesische Region. 3. Hawaiische Region. 4. Austromalaiische Region. II. Neogäisches Reich. 5. Neotropische Region. III. Arktogäisches Reich. 6. Madagassische Region. 7. Äthiopische Region. 8. Orientalische Region. 9. Holarktische Region. 10. Sonorische Region. — W. MICHAELSEN[6]) unterschied 1903 nach der Verbreitung der terricolen Oligochaeten 13 „Gebiete", ein nordamerikanisches, ein westindisch-zentralamerika-

[1]) The geographical and geological distribution of animals, New York 1887.
[2]) Die Begrenzung zoogeographischer Regionen vom ornithologischen Standpunkte aus, in: Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 3, 1888, S. 661—704.
[3]) Die Tiergebiete der Erde, ihre kartographische Abgrenzung und museologische Bezeichnung, in: Arch. f. Naturg. Bd. 57 I, 1891, S. 277—291.
[4]) Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena 1896.
[5]) Die geographische Verbreitung und geologische Entwicklung der Säugetiere. Jena 1897.
[6]) Die geographische Verbreitung der Oligochaeten, Berlin 1903.

Digitized by Google

nisches, ein tropisch-südamerikanisches, ein chilenisch-magalhaensisches, ein gemäßigt-eurasisches (von Westeuropa bis Ostasien), ein tropisch-afrikanisches, ein südafrikanisches, ein madagassisches, ein vorderindisches, ein ceylonisches, ein indomalayisches (bis Neuguinea einschließlich), ein australisches (für Neuholland) und ein neuseeländisches. Polynesien und die andern isoliert im Ozean liegenden Inseln bleiben, da sie keine endemischen Arten besitzen, von der Einteilung ausgeschlossen, ebenso der ganze Norden der alten und neuen Welt, bis Mitteleuropa südwärts und alle Wüstengebiete. — R. HARTMEYER[1]) unterschied 1911 nach der Verbreitung der Ascidien im Meere fünf „Zonen", zwei kalte Zonen, die Arktis und die Antarktis, letztere etwa bis zum 60. Breitengrade nordwärts reichend, zwei gemäßigte Zonen, die Subarktis und die Subantarktis, letztere etwa bis zum 30. Breitengrade nordwärts reichend, im Osten der Ozeane weiter, im Westen weniger weit, und eine Tropenzone. Die kalten Zonen sind einheitlich; die subarktische zerfällt in einen atlantischen und einen pazifischen Teil, die tropische und subantarktische Zone in einen atlantischen, einen indischen und einen pazifischen Teil, der indische bis zur Ostküste Asiens und Neuhollands reichend.

Nach ORTMANN und LYDEKKER scheint kein neueres umfassendes Werk erschienen zu sein, welches für die ganze Erdoberfläche unter Berücksichtigung aller Tierformen, (auch der Säugetiere) eine neue Einteilung zu geben versucht hätte. Die Lehrbücher schließen sich deshalb teils noch der WALLACE'schen Einteilung an, teils auch der LYDEKKER'schen. Suchen wir also zu ermitteln, welche von diesen beiden Einteilungen der Verbreitung der Landtiere uns nach unseren obigen Grundsätzen (S. 95) als die berechtigtere erscheinen muß.

Die SCLATER-WALLACE'schen Regionen zeichnen sich (wenn wir dem von TROUESSART angenommenen System folgen), durch folgende für sie charakteristische Säugetierfamilien aus: I. Die paläarktische Region durch keine Familie. II. Die nearktische Region allenfalls durch vier Familien, die *Aplodontidae*, die *Geomyidae* (einzeln bis Guatemala und Costarica verbreitet), die *Heteromyidae* (einzeln bis Columbia verbreitet) und die *Antilocapridae*. III. Die neotropische Region durch 14 Familien: *Cebidae, Callitrichidae, Natalidae, Phyllostomatidae, Solenodontidae, Octodontidae, Viscaciidae, Agoutidae, Dinomyidae, Caviidae, Bradypodidae, Myrmecophagidae, Dasypodidae* und *Caenolestidae*. IV. Die äthiopische Region durch zwölf Familien: *Chiromyidae, Macroscelidae, Potamogalidae, Centetidae, Chrysochloridae, Anomaluridae, Bathyergidae, Pedetidae, Procaviidae* (bis Syrien verbreitet), *Hippopotamidae, Giraffidae* und *Orycteropidae*. V. Die orientalische Region durch drei Familien: *Tarsiidae, Galeopithecidae* und *Tupaiidae*. VI. Die australische Region durch acht Familien: *Phalangeridae, Phascolomyidae, Macropodidae, Peramelidae, Dasyuridae, Notoryctidae, Ornithorhynchidae* und *Echidnidae*. — Nach diesem Resultat kann man die Regionen auf keinen Fall als gleichwertig betrachten. Auch wenn man mit der Abnahme der Formen nach dem Norden hin rechnet und in Betracht zieht, daß die beiden nordischen Regionen ganz außerhalb der Tropen liegen, widerspricht das völlige Fehlen charakteristischer Familien in der paläarktischen

[1]) Die geographische Verbreitung der Asciden, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. 1911, S. 95—109.

Digitized by Google

Region der Gleichwertigkeit durchaus. — Vergleicht man die paläarktische Fauna mit der nearktischen, so erkennt man auch sofort, worauf das Fehlen charakteristischer Familien beruht: Sehr viele Gattungen sind beiden gemein. Beide Faunen bilden also eine Einheit, gehören eng zusammen und wir dürfen sie nicht gewaltsam auseinanderreißen. — Nur die neotropische Region und die äthiopische Region Sclaters können als gleichwertig betrachtet werden. Schon die australische und vor allem die orientalische Region tritt, wie obige Zusammenstellung zeigt, stark zurück, obgleich beide teilweise in den Tropen liegen, also unter den günstigsten Lebensbedingungen. Wollte man Madagaskar von der äthiopischen Region als selbständige Region trennen, wie dies manche Autoren vorgeschlagen haben, so würde diese nur zwei charakteristische Familien besitzen, die *Chiromyidae* und die *Centetidae*, also bei der tropischen Lage ebenfalls eine viel zu geringe Zahl. — Wie die Ungleichwertigkeit der Sclaterschen Regionen erdgeschichtlich zustande gekommen ist, das kann uns hier gleichgültig sein. Wir dürfen zunächst lediglich von Tatsachen ausgehen. Erst diese geben die Basis für erdgeschichtliche Erwägungen. — Wie die Regionen der Wallace'schen Einteilung, so sind allerdings auch die drei Reiche Lydekkers nichts weniger als gleichwertig. Sein notogäisches Reich wird zu arm, und sein arktogäisches Reich viel zu reich an charakteristischen Familien sein, dadurch daß die orientalische und namentlich die äthiopische Region in sie eingeschlossen wird. — Wollen wir nicht auf Gutdünken, sondern auf Tatsachen unsere Einteilung aufbauen, so müssen wir schon eine Vierteilung vornehmen und zwar in der Weise wie die Karte II dies zeigt. Wir bekommen dann folgende Verteilung charakteristischer Säugetierfamilien: I. Arktogäisches Reich: *Talpidae* (einzeln bis Tenasserim), *Castoridae, Aplodontidae, Geomyidae* (einzeln bis Costarica), *Heteromyidae* (einzeln bis Columbia), *Jaculidae, Antilocapridae*, zusammen also sieben Familien. II. Äthiopisches Reich: *Chiromyidae, Macroscelidae, Potamogalidae, Centetidae, Chrysochloridae, Anomaluridae, Bathyergidae, Pedetidae, Procaviidae* (einzeln bis Syrien), *Hippopotamidae, Giraffidae, Orycteropidae*, zusammen also zwölf Familien. III. Indoaustralisches Reich: *Tarsiidae, Pteropodidae* (einzeln bis Madagaskar), *Galeopithecidae, Tupaiidae, Phalangeridae, Phascolomyidae, Macropodidae, Peramelidae, Dasyuridae, Notoryctidae, Ornithorhynchidae, Echidnidae*, zusammen also zwölf Familien. IV. Neogäisches Reich: *Cebidae, Callitrichidae, Natalidae, Phyllostomatidae, Solenodontidae, Octodontidae, Viscaciidae, Agoutidae, Dinomyidae, Caviidae, Bradypodidae, Myrmecophagidae, Dasypodidae, Caenolestidae*, zusammen also 14 Familien. Die niedrige Zahl 7 für das arktogäische Reich würde dem Umstand, daß es außerhalb der Tropen liegt, zuzuschreiben sein. Das Schwanken zwischen 12 und 14 bei den drei anderen Reichen kann als durchaus angemessen gelten.

Wie die Sclater'schen Regionen, so sind auch die Wallace'schen Subregionen zum Teil durchaus ungleichwertig und müssen deshalb zum Teil entweder anders von einander getrennt oder ganz verworfen werden. Vielfach ist das auch schon von späteren Autoren geschehen. Die tiergeographischen Provinzen der Karte II schließen sich zum Teil eng an die Wallace'schen Subregionen an, soweit diese sich als annähernd gleichwertig ergeben. War dies nicht der Fall, so ist abgewichen, zum Teil recht bedeutend. Nachstehendes Verzeichnis der

Digitized by Google

für diese Provinzen charakteristischen Säugetiergattungen mag den Grad der Gleichwertigkeit zeigen:

I. Arktogäisches Reich. 1. Arktische Provinz (*Mustelidae*) *Gulo*, (*Muridae*), *Aschizomys*, *Lemmus*, *Dicrostonyx*, (*Bovidae*:) *Ovibos*. Zusammen also fünf Gattungen.

I. 2. Europäisch-mediterrane Provinz. (*Vespertilionidae*:) *Barbastella* (bis Südhimalaya und Jarkand), *Otonycteris*, (*Soricidae*:) *Diplomesodon*, *Neomys* (bis Amurfluß), (*Talpidae*:) *Myogale*, (*Myoxidae*:) *Muscardinus*, *Eliomys*, (*Muridae*:) *Meriones*, *Rhombomys*, *Ellobius*, *Prometheomys*, (*Spalacidae*:) *Spalax*, (*Jaculidae*:) *Sicista*, *Jaculus*, *Scarturus*, *Pygeretmus*, (*Ctenodactylidae*:) *Ctenodactylus*, *Massoutiera*, (*Camelidae*:) *Camelus*, (*Bovidae*:) *Saiga*, *Addax*, *Rupicapra*, *Ammotragus*. Zusammen also 23 Gattungen.

I. 3. Ostasiatische Provinz. (*Cercopithecidae*:) *Rhinopithecus*, (*Vespertilionidae*:) *Ia*, (*Soricidae*:) *Nectogale*, (*Talpidae*:) *Uropsilus*, *Urotrichus*, *Dymecodon*, *Scaptonyx*, (*Ursidae*:) *Ailuropus*, (*Canidae*:) *Nyctereutes*, (*Sciuridae*:) *Eupetaurus*, *Sciurotamias*, (*Myoxidae*:) *Typhlomys*, (*Muridae*:) *Myotalpa*, (*Jaculidae*:) *Cardiocranius*, *Euchoreutes*, (*Cervidae*:) *Moschus*, *Hydrelaphus*, *Elaphodus*, *Elaphurus*, (*Bovidae*:) *Pantholops*, *Pseudois*, *Poephagus*. Zusammen also 22 Gattungen.

I. 4. Sonorische Provinz. (*Vespertilionidae*:) *Antrozous*, *Euderma*, (*Soricidae*:) *Notiosorex*, (*Talpidae*:) *Neürotrichus*, *Scalops*, *Scapanus*, *Parascalops*, *Condylura*, (*Mustelidae*:) *Taxidea*, *Mephitis*, *Spilogale*, (*Canidae*:) *Urocyon* (bis Guatemala), (*Sciuridae*:) *Tamias*, *Cynomys*, (*Aplodontiidae*:) *Aplodontia*, (*Muridae*:) *Onychomys*, (*Geomyidae*:) *Geomys*, (*Heteromyidae*:) *Microdipodops*, *Perognathus* (auch in Mexiko), *Antilocapridae*: *Antilocapra*. Zusammen also 21 Gattungen.

II. Äthiopisches Reich. 1. Westafrikanische Provinz. (*Simiidae*:) *Anthropopithecus*, *Gorilla*, (*Nycticebidae*:) *Perodicticus*, (*Pteropodidae*:) *Scotonycteris*, *Leiponyx*, *Trygenycteris* (*Potamogalidae*:) *Zenkerella*, *Idiurus*, (*Muridae*:) *Deomys*, *Leimacomys*, *Malacomys*, (*Tragulidae*:) *Hyomoschus*, (*Giraffidae*:) *Okapia*, (*Bovidae*:) *Neotragus*, *Limnotragus*. Zusammen also 18 Gattungen.

II. 2. Südafrikanische Provinz. *Chrysochloridae*: *Chrysochloris* (bis zum Kongo), (*Mustelidae*:) *Poecilogale* (bis zum Nyassasee), (*Viverridae*:) *Cynictis*, *Suricata*, (*Muridae*:) *Malacothrix* (bis Choa), (*Bathyergidae*:) *Bathyergus*, *Pedetidae*: *Pedetes* (bis Angola und Ibea), (*Ctenodactylidae*:) *Petromys*, (*Bovidae*:) *Pelea*, *Antidorcas*, *Lithocranius*, *Dorcotragus*. Zusammen also zwölf Gattungen.

II. 3. Ostafrikanische Provinz. (*Cercopithecidae*:) *Theropithecus*, (*Rhinolophidae*:) *Cloeotis*, (*Vespertilionidae*:) *Laephotis*, (*Macroscelidae*:) *Rhynchocyon*, (*Mustelidae*:) *Galeriscus*, (*Muridae*:) *Oreomys*, *Muriculus*, (*Spalacidae*:) *Tachyoryctes*, (*Bathyergidae*:) *Myoscalops*, *Heterocephalus*, (*Ctenodactylidae*:) *Pectinator*, (*Bovidae*:) *Nesotragus*, *Ammodorcas*. Zusammen also 13 Gattungen.

II. 4. Madagassische Provinz . (*Lemuridae*:) *Indris*, *Propithecus*, *Avahis*, *Lemur*, *Hapalemur*, *Mixocebus*, *Lepidolemur*, *Chirogale*, *Opolemur*, *Microcebus*, *Chiromyidae*: *Chiromys*, (*Vespertilionidae*:) *Myxopoda*, (*Potamogalidae*:) *Geogale*. *Centetidae*: *Centetes*, *Hemicentetes*, *Ericulus*, *Oryzoryctes*, *Microgale*, *Limnogale*, (*Viverridae*:) *Fossa*, *Galidictis*, *Galidia*, *Hemigalidia*, *Eupleres*, (*Felidae*:) *Cryptoprocta*, (*Muridae*:) *Brachytarsomys*, *Nesomys*, *Hallomys*, *Brachyuromys*, *Hypogeomys*, *Macrotarsomys*, *Gymnuromys*, *Eliurus*. Zusammen also 33 Gattungen.

Digitized by Google

III. Indoaustralisches Reich. 1. Indische Provinz. (*Cercopithecidae*:) *Vetulus*, (*Nycticebidae*:) *Loris*, (*Ursidae*:) *Melursus, Ailurus*, (*Myoxidae*:) *Platacanthomys*, (*Muridae*:) *Vandeleuria, Hapalomys*, (*Bovidae*:) *Tetraceras, Antilope, Boselaphus*. Zusammen also zehn Gattungen.

III. 2. Malayische Provinz. (*Simiidae*:) *Simia*, (*Cercopithecidae*:) *Nasalis*, (*Pteropodidae*:) *Harpyionycteris, Ptenochirus, Balionycteris*, (*Tupaiidae*:) *Ptilocercus*, (*Mustelidae*:) *Mydaus*, (*Viverridae*:) *Hemigale, Cynogale*, (*Sciuridae*:) *Rheithrosciurus, Glyphotes*, (*Muridae*:) *Celaenomys, Grunomys, Chrotomys, Rhynchomys, Phlaeomys, Batomys, Carpomys, Pithecheir, Crateromys, Lenothrix*, (*Hystricidae*:) *Trichys*, (*Leporidae*:) *Nesolagus*. Zusammen also 23 Gattungen.

III. 3. Papuanische Provinz. (*Pteropodidae*:) *Styloctenium, Boneia, Gelasinus, Cephalotes, Odontonycteris, Melonycteris, Callinycteris, Nesonycteris* (*Rhinolophidae*:) *Anthops*, (*Vespertilionidae*:) *Philetor*, (*Muridae*:) *Leptomys, Lenomys, Mallomys, Echiothrix, Pogonomys*, (*Suidae*): *Babirussa*, (*Bovidae*:) *Anoa*, (*Phalangeridae*:) *Distoechurus*, (*Macropodidae*:) *Dorcopsis*, (*Echidnidae*:) *Proechidna*. Zusammen also 20 Gattungen.

III. 4. Neuholländische Provinz. (*Rhinolophidae*:) *Rhinonycteris*, (*Muridae*:) *Xeromys, Mastacomys, Conilurus, Podanomalus, Ascopharynx*, (*Phalangeridae*:) *Phascolarctos, Trichosurus, Petauroides, Gymnobelideus, Tarsipes, Phascolomyidae*: *Phascolomys*, (*Macropodidae*:) *Petrogale, Onychogale, Lagorchestes, Lagostrophus, Aepyprymnus, Bettongia, Caloprymnus, Potorous, Hypsiprymnodon*, (*Peramelidae*:) *Thylacomys, Choeropus*, (*Dasyuridae*:) *Sarcophilus, Dasyuroides, Sminthopsis, Antechinomys, Myrmecobius, Notoryctidae*: *Notoryctes, Ornithorhynchidae*: *Ornithorhynchus*. Zusammen also 30 Gattungen.

III. 5. Neuseeländische Provinz. Nur mit einer endemischen Noctilionidengattung *Mystacops*.

III. 6. Polynesische Provinz. Nur eine Pteropodidengattung *Notopteris* ist auf diese Provinz beschränkt.

III. 7. Hawaiische Provinz. Nur eine Fledermaus *Lasiurus semotus* ist endemisch.

IV. Neogäisches Reich. 1. Mittelamerikanische Provinz. (*Phyllostomatidae*:) *Glyphonycteris, Hylonycteris, Ectophylla*, (*Procyonidae*:) *Bassaricyon* (bis Ecuador), (*Muridae*:) *Megadontomys, Nyctomys, Ototylomys, Tylomys, Sigmodontomys, Hodomys, Neotomodon, Xenomys, Nelsonia*, (*Geomyidae*:) *Pappogeomys, Platygeomys, Orthogeomys, Heterogeomys, Macrogeomys, Zygogeomys, Caenolestidae*: *Caenolestes* (bis Ecuador und Columbia). Zusammen also 20 Gattungen.

IV. 2. Antillenprovinz. (*Natalidae*:) *Chilonatalus, Phyllonycteris, Reithronycteris, Monophyllus, Brachyphylla, Solenodontidae*: *Solenodon*, (*Muridae*:) *Megalomys*, (*Octodontidae*:) *Capromys, Plagiodontia*. Zusammen also neun Gattungen.

IV. 3. Brasilianische Provinz. (*Cebidae*:) *Alouata, Brachyteles, Lagothrix, Pithecia, Cothurus, Callicebus*, (*Callitrichidae*:) *Callithrix, Midas*, (*Noctilionidae*:) *Cormura, Noctilio*, (*Natalidae*:) *Furipterus*, (*Phyllostomatidae*:) *Lonchorina, Dolichophyllum, Tonatia, Phylloderma, Anthorina, Mimon, Rhinophylla, Lonchophylla, Lonchoglossa, Mesophylla, Ametrida*, (*Canidae*:) *Icticyon*, (*Muridae*:) *Rhipidomys, Sigmomys, Chilomys, Aepeomys, Blarinomys*, (*Octodontidae*:) *Thrina-*

Digitized by Google

codas, Kannabateomys, Echimys, Cercomys, Carterodon, Euryzygomatomys, Procapromys, (*Coendidae*:) *Chaetomys,* (*Agoutidae*:) *Myoprocta,* (*Dasypodidae*:) *Scelopleura.* Zusammen also 38 Gattungen.

IV. 4. Chilenische Provinz. (*Ursidae*:) *Tremarctus* (bis Ecuador), (*Mustelidae*:) *Lyncodon,* (*Muridae*:) *Neotomys* (Zentral-Peru). *Reithrodon, Euneomys, Chinchillula, Andinomys, Notiomys,* (*Octodontidae*:) *Aconaemys, Spalocopus, Octodon, Octodontomys, Abrocoma, Viscaciidae*: *Viscacia, Lagidium, Chinchilla, Dinomyidae*: *Dinomys* (Peru). (*Caviidae*:) *Dolichotis,* (*Camelidae*:) *Lama* (bis Ecuador), (*Cervidae*:) *Pudua* (bis Ecuador), (*Bradypodidae*:) *Zaëdius, Chlamydophorus,* (*Didelphyidae*:) *Dromiciops.* Zusammen also 23 Gattungen.

Sieht man hier von der formenarmen arktischen Provinz ab, und von den säugetierarmen insularen Provinzen, zu denen auch die Antillen gehören, so schwankt die Zahl der charakteristischen Gattungen zwischen 10 und 38. Es sind das allerdings zum Teil noch recht bedeutende Abweichungen von dem Mittelwert 22. Sieben Provinzen schließen sich sehr eng an den Mittelwert an (20—23). Es sind das die europäisch-mediterrane, die ostasiatische, die malayische, die papuanische, die sonorische, die mittelamerikanische und die chilenische Provinz. Auch die westafrikanische Provinz weicht noch wenig ab (mit 18 Gattungen). Recht gering (12—13) wird die Zahl in der südafrikanischen und der ostafrikanischen Provinz und man könnte sie vielleicht vereinigen, zumal da sie viele Gattungen gemein haben. Auffallend gering ist die Zahl (10) in der indischen Provinz, besonders wohl deshalb, weil sie viele Gattungen mit der malayischen Provinz gemein hat. Es ist gewissermaßen eine Übergangsprovinz, die man aber trotzdem keiner anderen Provinz angliedern möchte. Besonders reich an charakteristischen Gattungen ist die neuholländische, die madagassische und die brasilianische Provinz (30—38). Bei den beiden ersteren erklärt sich das sehr einfach aus der langen völligen Abgeschlossenheit. Aber auch Südamerika war, wie wir wissen, sehr lange Zeit völlig abgeschlossen. Und auf diese frühere Absonderung ist entschieden die große Zahl typischer Gattungen in dem günstigsten tropischen Teil Südamerikas zurückzuführen. —

Würde man für die Wallace'schen Subregionen die Zahlen der charakteristischen Gattungen zusammenstellen, so würden diese sehr viel ungleichmäßiger ausfallen als in den obigen Provinzen. Es würde z. B. seine europäische Subregion keine einzige typische Säugetiergattung besitzen, und ebenso würden seine nordamerikanischen Subregionen nur einige wenige aufzuweisen haben, da die meisten der 21 typischen gemäßigt nordamerikanischen Gattungen nicht auf eine einzige der drei Subregionen beschränkt sind. Auch auf die drei Subregionen, in welche Wallace unsere indische Provinz zerlegt, könnten von den wenigen (10) für die ganze Provinz charakteristischen Gattungen natürlich nur einzelne entfallen.

Statt von den Säugetieren zur Einteilung der Erdoberfläche in Reiche und Provinzen auszugehen, könnten wir auch irgend eine andere Landtiergruppe zur Grundlage wählen und würden wahrscheinlich in allen Gruppen zu annähernd demselben Resultat gelangen.

Nur eins darf man nicht vergessen: Man muß die Verbreitungsmittel der betreffenden Tiergruppe in Rechnung bringen. So würden wir z. B. bei Benutzung der Spinnen, welche zum Teil sehr gute Verbreitungsmittel besitzen, mit Gattungen und Arten operieren

Digitized by Google

müssen, wo wir hier mit Familien und Gattungen operierten. Gibt es doch Spinnenarten, die von Vorderindien bis Neuholland verbreitet sind, ohne daß es zur Ausbildung guter Unterarten gekommen wäre (Beispiel: *Nephila maculata*).

Was die Meeresfauna anbetrifft, so liegen die Verhältnisse da außerordentlich viel einfacher als auf dem Lande und in den Binnenlandgewässern, weil viele der ökologischen Faktoren ganz fortfallen und die bleibenden weit geringeren Schwankungen unterliegen. Schon infolge der Meeresströmungen, durch welche ein fortwährender, weitgehender Austausch stattfindet, kann es im Meere weit weniger zur Ausbildung von Lokalfaunen kommen; und außerdem tragen die Meeresströmungen dazu bei, daß die ohnedies schon verhältnismäßig geringen Temperaturdifferenzen und Temperaturschwankungen des Meerwassers noch mehr ausgeglichen werden. Es kommt hinzu, daß die Ozeane bis zur jüngeren Tertiärzeit, wie die geologischen Untersuchungen beweisen, wenigstens zeitweise, sowohl in der Nähe der beiden Pole als in der Nähe des Äquators mit einander in Verbindung standen. Immerhin lassen sich vier tiergeographische Reiche auch im Ozean sehr wohl unterscheiden, ein arktisches, ein antarktisches, ein atlantisches und ein indopazifisches Reich. Die Unterschiede erstrecken sich freilich in manchen Tiergruppen nur auf die Tierarten, also oft nicht einmal auf die Gattungen, welche auf dem Lande für die Abgliederung der tiergeographischen Provinzen maßgebend waren. Nur die arktischen Reiche unterscheiden sich insofern recht erheblich von den Reichen der gemäßigten und warmen Zonen, als viele Formengruppen gegen die Pole hin verschwinden und deshalb dem arktischen und antarktischen Reiche fehlen. Bei diesen auf die wärmeren Zonen beschränkten Formengruppen konnte denn auch seit der Tertiärzeit kein Austausch zwischen dem atlantischen und dem indopazifischen Reich mehr stattfinden. Nur um die Südspitze Afrikas herum könnte man an einen Austausch denken. Aber gerade da liegen die Strömungsverhältnisse für die Ausbreitung der Warmwasserformen äußerst ungünstig: der warme Agulhasstrom, der an der Südostküste Afrikas vom Norden herunterkommt, stößt auf den kalten, vom kalten Süden auf die Südwestküste Afrikas stoßenden Benguelastrom und wird deshalb in eine südöstliche Richtung abgelenkt, um sich im kalten Südmeer allmählich zu verlieren. — Der Unterschied der warmen Teile des atlantischen und des indopazifischen Ozeans ist infolge der scharfen Trennung so bedeutend, daß er schon von einem fahrenden Schiffe aus jedem Beobachter auffallen muß: Im atlantischen Ozean sieht man Physalien und Velellen oft zu Tausenden auf der Oberfläche des Meeres treiben. Im indopazifischen Ozean sieht man so etwas niemals. Dagegen trifft man im indopazifischen Reiche, namentlich in nicht zu weiter Entfernung vom Lande (bis 60 km) überall Seeschlangen (*Hydrus platurus*), die wieder dem atlantischen Ozean vollkommen fehlen. Natürlich tritt der Gegensatz gerade bei denjenigen Tieren besonders hervor, die nur in der Nähe der Oberfläche leben. Tiere, die in den kälteren Tiefen vorkommen, namentlich die eigentlichen abyssalen Formen können sich nicht nur in den einzelnen Ozeanen vom arktischen bis zum antarktischen Meere, sondern auch um die Südspitze der Kontinente herum ausbreiten; und da es auch in den Tiefen nicht an Strömungen fehlt, welche die durch die Oberflächenströmungen herbei-

Digitized by Google

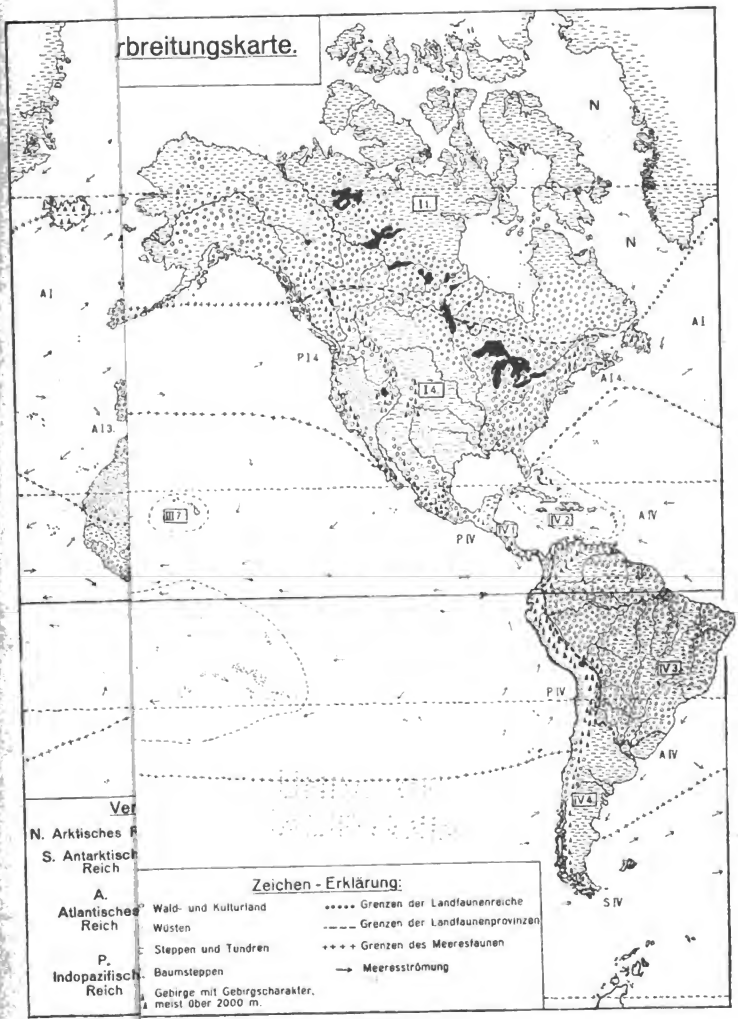
geführten Verschiebungen der Wassermassen ausgleichen, so kann von allen Tieren, die in größeren Tiefen nicht allzuschnell zugrunde gehen, auch ein Austausch zwischen dem arktischen und antarktischen Reiche in der Tiefe stattfinden. So wurde, um nur ein oben (S. 17) schon genanntes Beispiel zu wiederholen, der nordische *Calanus finmarchicus* in den Tiefen der Sargassosee gefangen, einzeln auch im Südmeere.

Die vier genannten Faunenreiche für Meerestiere erstrecken sich mehr oder weniger auf alle Biotope, jedenfalls auf die Litoralfauna ebenso wie auf das Plankton, am wenigsten offenbar, aus den schon genannten Gründen, auf die Abyssalfauna. — Bei der weiteren Unterscheidung von tiergeographischen Provinzen fällt die eupelagische Fauna, d. h. das Plankton des offenen Ozeans fort und es bleibt nur das Küstenplankton und die Litoralfauna. Nur eine boreale Provinz (A I und P I) tritt, besonders im atlantischen Ozean (A I) auch noch im Plankton des offenen Ozeans deutlich zutage. Im atlantischen Ozean schiebt sich sogar noch eine subtropische Provinz (A I 3) ein, der sich auch die Mittelmeerfauna ungezwungen angliedert. Doch verwischen sich die Grenzen im Plankton sehr stark. Noch stärker scheint die Verwischung der Grenzen nach dem Süden hin einzutreten, schon im atlantischen Ozean und mehr noch im indopazifischen Ozean, so daß man im Süden in bezug auf das Plankton wohl besser darauf verzichtet, eine gemäßigte Provinz abzugliedern.

Die Litoralfauna schließt sich meist sehr eng der Gliederung der Landfauna an, so daß die Grenzen der Provinzen hier durchweg den Grenzen der tiergeographischen Provinzen der Landfauna entsprechen. Hat doch jede warme und kalte Strömung, welche die Meeresküsten trifft, auch einen bedeutenden Einfluß auf das Klima und damit auf die Landfauna. — Trat schon bei der Landfauna, je nachdem die tiergeographischen Provinzen mehr oder weniger scharf von einander abgeschlossen waren, eine gewisse Ungleichwertigkeit in der Zahl der typischen Gattungen zutage, so zeigt sich die Ungleichwertigkeit noch mehr unter den Provinzen der Litoralfauna. Einen sehr ausgesprochenen Charakter besitzt besonders die amerikanische Provinz des indopazifischen Reiches (P IV), dann auch die amerikanische Provinz des atlantischen Reiches (A IV) und ebenso die afrikanische Provinz des atlantischen Reiches (A II). — Abgesehen von den auf der Karte II angedeuteten Provinzen besitzt auch die Litoralfauna der antarktischen Landmassen südlich vom 60. Breitengrade einen sehr ausgesprochenen Charakter, so daß Hartmeyer seine Bezeichnung Antarktis sogar auf diese Litoralfauna beschränkt und den Hauptteil unseres antarktischen Reiches als Subantarktis bezeichnet. Diese einheitliche Südprovinz des antarktischen Reiches kann man als polar-antarktische Provinz der afrikanisch- (S II), australisch- (S III) und der amerikanisch-antarktischen Provinz (S IV) gegenüberstellen.

Damit wäre eine Einteilung der Erdoberfläche in tiergeographische Reiche und Provinzen in allgemeinen Zügen angedeutet, soweit dies zurzeit möglich erscheint. — Wesentlich weiter wird man auf diesem Gebiet erst kommen können, wenn sorgfältig ausgeführte, auf alle Tiergruppen sich erstreckende, vergleichend statistische Forschungen von den verschiedenen Teilen der Erdoberfläche vorliegen.

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Register.

Namen von Tieren, die lediglich, unter vielen andern, als Beispiele oder Belege dienen, sind im Register fortgelassen. — K = Karte.

Aal 13.
Aasfresser, Massenfang derselben 5; verschiedener Tiergruppen 45; in den Tropen 62.
Abstammungslehre, von CHAMBERS 60; von DARWIN 88; von LAMARCK 88.
Abyssalfauna 15, 105.
Abyssophil 15.
Acanthocephala 43.
Acarida s. Milben.
Acrocephalus, biocönotische Stellung 61.
Actinacantha 92.
Aesculus, tierarm 41, 51.
Äthiopisch, Region 98, 100; Reich 101 f., K. II.
Afrika, Lebensbedingungen 67; Ausbreitung der Tiere 89; Tierprovinzen 102; Säugetiere 64a, 102.
Agelenidae 77.
Agrimonia, Spezialbewohner 40.
Akazie, tierarm 41, 51.
aktive Anpassung 88.
Alang-Alang 62, 70.
Alcedinidae, am Meeresufer 62.
Allotheria 74, 95.
Alpen, als Ausbreitungshindernis 52; als Verbreitungsgrenze 79; Höhenbewohner der A. 24, 42.
Altweibersommer 26, 54.
Ameisen, lithophil 29, Nestbewohner 46f, Reichtum der Tropen 63.
Ameisenfresser 63, 64a, 80.
amphibiotisch 19.
anemophil 26.
Anorthura, biocönotische Stellung 61.
Anpassung, Periodizität als 48; aktive oder passive 60, 88; vgl. Spezialanpassung.
Anstehendes Gestein 25.
antarktisch, Inseln 25; Festland 74; Reich 105, K. II.
Antillen, Säugetiere 64a, 78, 103.
Antillenprovinz 103, K. II.
Anyphaenen echt südamerikanisch 69, 72, 77.
Aphis, Arten mit Spezialanpassung 40.
Aphodius 45.
Aranea, Spezialanpassung 1f.; im Gebirge 24, 65; Verbreitung 82ff.
Araneida s. Spinnen.
Arbeitsteilung im Naturhaushalt 41, 88.
Arctosa, auf Sand, mit Sandfarbe 27, 30.
Argynnis-Arten, Unterschiede der Lebensweise 41.
Argyope, wechselnde Häufigkeit 50; Verbreitung 82f.
Arktik 64a.
Arktische Provinz 102, K. II.
Arktisches Reich 97, 105.
Arktogäa 98.
Arktogäisches Reich 99, 101f., K. II.
Armadillidium 20, 85, 87.
Artbildung 88f.
Artiodactylie als Fortschritt 76.
Artspaltung durch Spezialisierung 89.
Asellus 13, 20.
Asseln s. Isopoden.
Astrapotheria 68.
Astur, Nahrung der Arten verschieden 63.
Aszension, Tierarmut 51, 79.
Atelacantha 94, K. I.
Atlantis 79.
Atlantisches Reich 105, K. II.
atmophil 20.
Attulus, sandfarbig 27.
Auftrieb 14.
Ausbreitungsherde 88ff.
Ausbreitungshindernisse 51.
Ausbreitungsmittel 26, 52ff., 81.
Ausbreitungsschranken 51, 96.
Austausch der Formen 52, 66, 77.
Auster 2.
Austernbank, als Biotop 16; als Biocönose 58.
Austracantha 94, K. I.
Australien, mit Inselfauna 72ff.; Besiedelung 74; Abgrenzung 82.
Australische Region 98, 100.
Aves s. Vögel.
Aviculariidae, Verbreitung 76.
Azoren, Beziehungen zu Europa 54, 79.

Bandwürmer 43.
Baumblattfresser 64a, 80.
Baumfruchtfresser 64a, 70.
Baumkronen, hohe 59.
Baumläufer s. Certhia.
Baumstämme s. Stämme.
Bauwerke, menschliche 46.
Belichtung 15, 26.
Bergtiere 21, 24.
Berlin, mildes Klima 83.
Bermuda, tierarm 66, 79.
Beschattung, Süßwasser 19; Land 27.

Digitized by Google

Beuteltiere, Verbreitung 68, 73.
Bezirke, tiergeographische 96.
Bienenstock, Bewohner 46.
Binnenlandklima 22, 25.
Biocönose 57ff., 60.
Biocönotik, vergleichende 56ff.
Biotope 1ff., 17, 19, 58, 65.
Birken 37.
Bismarck-Archipel, Fauna 60ff.; Säugetiere 64a.
Blütenpicker s. Dicaeum.
Blumensauger saugen keine Blumen 62.
Blutsauger 44.
Bodenbeschaffenheit, im Meere 15; im Süßwasser 19; auf dem Lande 27.
Boden-Blattfresser 64a, 70, 78.
Bodenfeuchtigkeit 20f.
Boden-Fruchtfresser 64a, 72.
Boden-Kleintierfresser 64a, 70.
Boden-Omnivore 64a, 72.
Böschungen 31.
Borhyaena 69.
Brackwasser 13.
Bradypodidae 69.
Brandenburg, mit Ostformen 85.
Brandung 15.
Brasilianische Provinz 103, K. II.
Brillenvogel s. Zosterops.
bryophil 34.
Buche, Spezialbewohner 38.
Bufo, amphibiotisch 19; halophil 30.

Caenolestes 75, 103.
Calanus 17, 106.
Calornis, biocönotische Stellung 61.
Canis 64a, 73.
Caprella 16.
Carabidae, in den Tropen seltener 64.
Carpinus, Spezialbewohner 38.
Caviidae 69, 104.
Celebes, Säugetiere 64a, 71.
Centetidae 64a, 78, 102.
Certhia, biocönotische Stellung 61.
Cervidae 51, 64a, 100ff., 104.
Cestoda 43.
Chalcophaps sammelt Baumfrüchte 59.
CHAMBERS'sche Theorie 60.
Charmosyna, Pollenfresser 61.
chemische Faktoren 30.
chemische Nährstoffe 18.
Chile, Relikte 76.
Chilenische Provinz 104, K. II.
Cinnyris, biocönotische Stellung 62.
Cirripedien, parasitisch 44.
Cisticola, biocönotische Stellung 62.
Coccinella 45.
Coelotes, Bergform 21.
Coleoptera s. Käfer.
Collacantha 94, K. I.
Collembolen, hydrophil 20; halophil 30; bryophil 35.
Comarum, Spezialbewohner 40.
Copepoden, Plankton 17; parasitisch 44.
Corvus, biocönotische Stellung 61.
Corycaeus 17.
Corylus, Spezialbewohner 39.
Cossus 48.
Crataegus, Spezialbewohner 39.
Crozetinseln 77, 79.
Crustacea s. Krebse.
Cupuliferen, Spezialbewohner 37.

Damhirsch, verpflanzt 51.
Danaiden 45.
DARWIN'sche Theorie 23, 88f; vgl. auch Selektion.
Dasypodidae 64a, 69, 72, 100f., 104.
Dermestes 45.
Deszendenztheorie s. Abstammungslehre
Dicaeum, biocönotische Stellung 62.
Dicrurus, biocönotische Stellung 61.
Diplurinae 76.
Dipnoer 19.
Diprotodontia 75.
Dipteren s. Zweiflügler.
diskontinuierliche Verbreitung bei Säugetieren 71; bei Vogelspinnen 76; bei Myro 77; bei Tatacantha 90ff.; bei Pachypleuracantha 94.
Dolomedes 21.
Drongo s. Dicrurus.
dürrer Boden 22.

Echidna, Ameisenfresser 63.
Edentaten 69.
Eiche, Spezialbewohner 38.
Eigenbewegung als Ausbreitungsmittel 55.
Eisvögel am Meeresstrande 62.
Eiszeit, vermeintliche Nachwirkungen 1, 56, 80, 84f.
Eiszeitrelikte 1.
England, Fauna 66, 85.
Entwicklungszentren 88ff.
Equidae 68.
Erdgeschichte 1, 55, 81, 93, 95.
Erigone, wandernd 26.
eupelagisch 106.
Europäisch-mediterrane Provinz 102, K. II.
eurychron 49.
euryhalin 14.
euryphot 26.
euryphyt 41.
Eurystomus 59.
eurytherm 18, 25.
eurytitan 31.
eurytop 2.
euryzooid 44.
Excalfactoria s. Hühner.
Experiment 2, 56, 88.

Fagus, Spezialbewohner 38.
Faktoren, ökologische 3, 12ff., 88.
Falco, im Bismarck-Archipel nur Insekten fressend 63.
Fangdauer 8.
Farbe der Umgebung 14, 88f.
Farbenanpassung 89.
Farne, Spezialbewohner 35.
Faultiere 68f.
Felsgrund 15.
Festlandcharakter 75f.
Feuchtigkeit 20.

Digitized by Google

Feuerland 81.
Fichte, Spezialbewohner 2, 36.
Finken, als Körnerfresser 63.
Fische, Häufigkeit 11; fliegende 14; Mimikry 15.
Flechten, Spezialbewohner mit Flechtenfarbe 7, 33.
Fledermäuse auf Inseln 66.
Fliegen s. Zweiflügler.
Fliegender Sommer 26, 54.
fließendes Wasser 19, 53.
Flöhe 42.
Flug als Anpassung 59; im Fl. fangend 61.
Flußschwein 78.
Formenreichtum der Tropen 65, 80.
Formiciden s. Ameisen.
Fragaria, Spezialbewohner 40.
Fringillidae, als Körnerfresser 63.
Frühlingstiere 49.
Fuchsente, am Meere 30.

Galapagos-Inseln, tierarm 66, 72, 79.
Gammarus 14.
Gasteracantha 69, 81, 91ff, K. I.
Gastrus 43.
Gaue, tiergeographische 96.
Gebiete, tiergeographische 95, 99.
Gebirge, mit nordischen Tieren 24; als Ausbreitungsschranke 52; Höhen tierärmer 64; mit Sondertormen 87.
Gefangenschaft ändert die Lebensbedingungen 3.
Gehäuseschnecken, titanophil 31.
gemäßigtes Klima verlangt oft Nahrungswechsel 61.
geneigter Boden als ökologischer Faktor 20.
Geschichte der Tiergeographie 97ff.
Geschwindigkeit der Ausbreitung 56.
Genm, Spezialbewohner 40.
Gesetze, vom ökologischen Minimum, Optimum und Maximum 14; der Phytophilie 40; des Parasitismus 42; der Spezialisierung 87.
Glanzstare 61.
Gleichgewichtszustand der Biocönose 17, 58.
gleichmäßige Verteilung als Folge der Nahrung 10.
Gleichwertigkeit der Gebiete 95.
Goldhähnchen s. Regulus.
Golfstrom 17, 80.
Grabkleintierfresser 64a, 70.
Gräser, Spezialbewohner 35.
Granite nicht immer kalkarm 32.
Grasmücken s. Sylvia.
Grenzen der tiergeographischen Gebiete 96.
Gürteltiere, Verbreitung 69, 72.

Hainbuche, Spezialbewohner 38.
Halbaffen 78.
halophil 13, 30.
Haselda 58.
Hasel, Spezialbewohner 39.
„häufig" 2, 4, 9.
Häufigkeit, Bedeutung 3f.; Feststellung 9.
Häuser, Sammeln in 7; Tierarten der 26, 46.
Haushalt der Natur s. Naturhaushalt.
Hawaii-Inseln 72, 79.
Hawaiische Provinz 103, K. II; Region 99.
Heliconiden 45.
Heliophilie 27f.
Helix, titanophil 31; Verpflanzung 51; hemiskotophil 26.
Hexathele 76.
Hilara, hydrophil 20.
Hippopotamidae 67, 78, 100f.
Hirundinidae 61.
Höhlen 7, 26.
holarktische Region 99.
Honigfresser fressen keinen Honig 62.
horizontaler Boden 29.
Hühner, biocönotische Stellung 61.
Humusboden als Biotop 28.
Humussäuren 19.
hydrophil 20
Hydrus, nur indopazifisch 105.
hygrophil 20f.
Hypoderma 43.
Hystricidae 70.

Idothea, Halophilie 13; titanophil 18.
ilyophil 15.
Indien und Australien 81f.
indirekte Forschung, Häufigkeit 11; Ausbreitung 89.
Indische Provinz 103, K. II; Region 98.
Individuenreichtum 87.
Individuenzahl 4, 87.
Indoafrikanische Region 98.
Indoaustralisches Reich 101, 103, K. II.
Indopazifisches Reich 105, K. II.
Inselklima 60.
Inseln, Besiedelung 54f., tierreich 66, 70; tierarm 66, 79; Charakter verschieden alter Faunen 72, 78f.
Isopoden, halophil 13, 31; titanophil 18, 31; stenotop 20; hydrophil, hygrophil 20; atmophil 22; telmatophil 28; Ausbreitungsgeschwindigkeit 56; Verbreitung der Arten 85ff.
Isoxya 94, K. I.

Jahreszeit 47, 50.
Juglans, tierarm 41, 51.

Käfer, psammophil 27; helophil 28; auf abschüssigem Boden 29; halophil 30; myzetophil 34; bryophil 35; phytophil 34ff.; zoophil 44; Warnfarben 45; nekrophag 45; koprophag 45,; in Häusern 46; in Nestern 46f.; durch Ameisen vertreten 67.
Kalk, als ökologischer Faktor 18, 31.
Kamerun als Ausbreitungszentrum 89f.
Kanarische Inseln 79.
Kaninchen, verpflanzt 51; Farbenanpassung 89.
Kapverdische Inseln 71, 79.
Kasuar, biocönotische Stellung 60f.
Kerguelen 77, 79.

Digitized by Google

Kiefer, Spezialbewohner 236.
Kleinschmetterlinge, helophil 28, phytophil 34ff.; Spezialanpassung 40; in Häusern 46; Winterformen 49.
Klima, Wechsel 96.
klimatische Faktoren 23ff.
Kolumbische Region 98.
Konkurrenz, auf isolierten Inseln geringer 73; bewirkt Anpassung 88; Verdrängung durch K. 91.
Konvergenz und Parallelentwicklung 71, 75.
koprophag 10, 45.
Korallenriff 16.
Krähe s. Corvus.
Krätzemilben 43.
Krebse, Anpassungsfarben 14f.; im Plankton 17; parasitisch 44.
Kreislauf des Jahres 48.
Kröten, amphibiotisch 19; halophil 30.
Kuckucke, biocönotische Stellung 62.
Küstenklima 22.
Küstenplankton 106.

Lachs 13.
Lamarck'sche Theorie 88.
Landfauna 20ff.
Landverbindung, Wechsel 68; hypothetische 70, 74.
Laubsänger s. Phylloscopus.
Laufkäfer durch Ameisen verdrängt 46.
Läuse 43.
Leander, Schutzfärbung 15.
Lebensdauer als Anpassung 48.
Lebensgemeinschaft 58.
Lehmboden s. Tonboden.
Leitformen, Pflanzen für Salz- und Kalkgehalt 31; Tiere für Verbreitungsgrenzen 86.
Lemuridae 78, 102.
Lemurische Region 98.
Lepidoptera s. Schmetterlinge.
Lepus 51, 64a.
Ligidium 20, 85, 87.
Linguatuliden 43.
lithophil 15, 29.
Litopterna 68.
Litoralfauna 99, 106.
Lorius frißt Holzinsekten 60.
Lücken der Zootope 65.
Luftdruck 18, 24.
Luftfeuchtigkeit 20, 22.
Luftströmungen 25, 53.
Lufttemperatur 23.
Lycosiden, Anpassung an unwirtliches Klima 25, 77; Wanderung 26; heliophil 27, 64; psammophil 27; pelophil 29; halophil 30; Fehlen auf antarktischen Inseln 77.
Lygosoma 63, 70.

Macracantha 91f., K. I.
Macropygia pflückt Baumfrüchte 59.
Madagaskar mit alter Inselfauna 64a, 78, 82.
Madagassisch, Gebiet 99; Provinz 102, K. II; Region 99; Zone 99.
Magalhãesstraße 81.
Mageninhalte, Wert und Untersuchung 11; mit „seltenen" Tieren 59.
Maikäfer, mehrjährig 48.
Malakka als Entwicklungszentrum 92.
Malayische Provinz 103, K. II; Region 99.
Mammalia s. Säugetiere.
Mandrille im Entwicklungszentrum 91.
Marsupialia s. Beuteltiere.
Massenfänge; mechanische 6; Wert 9.
Maulwurf, Haufen 50; Nestbewohner 46f.; Anpassung 89.
Maximum, ökologisches 14.
mechanischer Massenfang, Wert 9.
Medium, Luft und Wasser 13.
Mediterrane Übergangsregion 99.
Meeresboden 15.
Meeresfauna 13, 105.
Meeresküsten 22.
Meeresströmung als ökologischer Faktor 16; als Ausbreitungsmittel 24, 53.
Meerschweinchen 69.
Megalotherium 68.
Megapodius s. Hühner.
Meisen s. Parus.
Melolantha s. Maikäfer.
Menschengeschlecht, Entwicklungszentrum 94.
Meta, hemiskotophil 26.
meteorophil 14.
Mierathena 69.
Microlepidoptera s. Kleinschmetterlinge.
Migas, Miginae 76.
Milben, phytophil 35ff.; parasitisch 43; Blutsauger 44; passive Wanderung 52.
Mimikry (7), 15, 45.
Minimum, Gesetz vom ökologischen 14.
Mino, biocönotische Stellung 61.
Mittelamerikanische Provinz 103, K. II.
Mitteleuropa, Fauna 60; Säugetiere 64a, 79.
Mittelmeergebiet 99.
Molche 19.
Monodactylie als Fortschritt 76.
Monotremen 73, 100ff.; Ursprung 74, 94.
Moorboden als Biotop 28.
Moose, Bewohner 34.
Mücken s. Zweiflügler.
Multituberculata 74.
Munia, Pollenfresser 61; Körnerfresser 63.
Muschelbänke 16.
Myro, diskontinuierlich verbreitet 77.
Mysis, Anpassungsfarbe 15.
myzetophil 34.
Myzomela, Spinnenfresser 62.

Nadelhölzer, Spezialbewohner 2, 36.
Nagetiere Australiens 73.
Nashornvogel 61.
Nasiterna, Baumsaftfresser 61.
Naturauslese s. Selektion.
Naturhaushalt, Stellung der Arten im N. verschieden 57, 59, 65, 88.
Nearktische Region 98, 100.
negatives Fangergebnis sehr wertvoll 10.
nekrophag 10, 45.

Digitized by Google

Nematoda 43.
Neogäisches Reich 99, 101, 103, K. II.
Neotropische Region 98, 100.
Nephila, in Amerika formenarm 69; Arten weit verbreitet 81f.
Nepticula, Spezialanpassung 40.
Nerophis, seegrasförmig 15.
Nestbewohner 46.
Nestieus 26.
Neuguinea 73.
Neuholland, Säugetiere 64a, 72ff.
Neuholländische Provinz 103, K. II.
Neupommern 74.
Neuseeländisch, Region 99; Gebiet 99; Provinz 103, K. II.
Neuseeland, Inselfauna 72; Relikte 76; Säugetiere 64a, 79.
Nilpferd, Ausbreitung 54; Verbreitung 67, 78.
Nordamerika, Säugetiere 64a, 79.
Nordostasien als erloschenes Entwicklungszentrum 94, K. I.
Notogäa 98.
Notogäisches Reich 99.
Nußbaum, tierarm 41, 51.

Octodontidae, diskontinuierlich verbreitet 70f.
Oestrus 43.
ökologische Faktoren 1, 12ff.; Feststellung derselben 3; als Ausbreitungshindernis 52; Anpassung an dieselben 88.
omnivor 67.
Oniscus 22, 31, 85.
Ophichthys schlangenähnlich 15.
Ophioglypha, Häufigkeit wechselnd 3.
Optimum, ökologisches 14, 23, 31.
Orchestia 30.
Orchideen, tierarm 41.
Orientalische Region 100.
Orkane als Ausbreitungsmittel 54.
Ornithorhynchus 74.
Ostafrikanische Provinz 102, K. II.
Ostasiatische Provinz 102, K. II.

Pachygnantha, wandernd 26.
Pachypleuracantha 94, K. I.
Paläarktische Region 98, 100.
Pantopoden 16.
Papageien, Nahrung 60f.
Papilioniden 45.
Papio, ringförmig verbreitet 89.
Pappeln, Spezialbewohner 37.
Papuanische Provinz 103, K. II.
Parallelentwicklung 71, 75.
Parasitidae 43.
Parasitismus 42ff.
Parus, biocönotische Stellung 61.
passive Anpassung 88.
Paviane, ringförmig verbreitet 89.
Pedieulidae 43.
pelophil 29.
Periodizität als Anpassung 48.
petrophil 29.
Pferde 68.
Pflanzen als ökologischer Faktor 33ff.
Phalangiden 44f.
Philemon, biocönotische Stellung 61.
Philippinen mit Festlandfauna 71.
Philodromus, sandfarbig 27; halophil 30.
Philoscia, hygrophil 27; halophil? 31; schnelle Ausbreitung 56; Verbreitung der Arten 85, 87.
Photophilie 26.
Phyllobscopus, biocönotische Stellung 61.
Physalien, nur atlantisch 105.
physikalische Eigenschaften des Bodens 27.
phytophag 11.
Phytophilie, Gesetze 40.
Picidae s. Spechte.
Pilze, Spezialbewohner 34.
Pirata, rheophil 21; skiophil 27.
Pirus, Spezialbewohner 39.
Plankton 4; Statistik 5; Meer 14; Süßwasser 18; Verbreitung der Arten durch die Temperatur bestimmt 24; Formenreichtum der Tropen 65, 80, 88.
Planktonnetz 5.
planktonophag 10.
Platane in Europa tierarm 41, 51.
Platyarthrus 87.
Platypsyllus 43.
Podura 20.
Polar-antarktische Provinz 106.
Pollenfresser 61.
Polynesien 66, 79.
Polynesische Provinz 103, K. II.
Polyprotodontia 75.
Porcellio, atmophil 22; etwas titanophil 31.; Verbreitung der Arten 85ff.
Porcellium 20, 85.
Porrhomma 26.
Potamoehoerus 78.
Potentilla, Spezialbewohner 40.
Prothylacinus 68, 75.
Provinzen, tiergeographische 95, 97, 101.
Prunus, Spezialbewohner 39.
psammophil 15, 27.
Pulieiden 42f.
Pyrrhocoridae, Warnfarben 45.

quantitative Fänge 9.
Quercus, Spezialbewohner 38.

Radnetzspinnen, Spezialanpassung 1f.; weite Verbreitung 81ff.
Rasenfresser 64a, 68, 71.
Raubtiere, euryzooid 44; früher in Südamerika fehlend 68.
Raubvögel, vögelfangende 63.
Raupen s. Schmetterlinge.
Raupenfliegen 43.
Regenwürmer, hygrophil 21; skotophil 26; in kalten Wintern tiefer 50.
Regionen, tiergeographische 95f., 98.
Regulus, biocönotische Stellung 61.
Reiche, tiergeographische 95f., 97, 99, 101, K. II.
Reihenfänge 20.
Relikte 76.
Reliktentheorie 76.
rhacheophil 15.

Digitized by Google

Rheintal, warme Lage 83.
rheophil 19.
Rhynchoten, helophil 28; bryophil 35; phytophil 34ff.
Rhytidoceros 21.
ringförmige Verbreitung 89ff.
Robinia, tierarm 41, 51.
Rohrsänger s. Acrocephalus.
Rosaceen, Spezialbewohner 39.
Rosenstrauch, Spezialbewohner 39.
Roßkastanie, tierarm 41, 51.
Rubus, Spezialbewohner 40.

Saisondimorphismus 49.
Salamander, hygrophil 22.
Salzboden 30.
Salzgehalt des Wassers 13.
Sammelscheibe 6.
Sandboden, im Meere 15; auf dem Lande 27.
Sandfarbe vieler Sandbewohner, im Meere 15; auf dem Lande 27.
Sandstein, oft kalkarm 32.
Sanguisorba, Spezialbewohner 40.
saprophag 42.
Sarcoptidae 43.
Sargassosee, biocönotischer Gleichgewichtszustand 17.
Säugetiere, Häufigkeit 11f.; Beschränktheit der Ausbreitungsmittel 54; tiergeographische Bedeutung 55, 96; paläontologisch 55; Lebensweise, Nahrung 66; der verschiedenen Tiergebiete 67—81 u. 100—104; im hohen Norden viele weiß 88; diskontinuierliche Verbreitung 71; ringförmige Verbreitung 89f.; Entwicklungszentren 91, 94.
schattenliebende Tiere 19.
Scheinparasiten 44.
Schlangenstern s. Ophioglypha.
Schleppnetz 8.
Schleswig-Holstein mit nordwestlichen Formen 85.
Schliekgrund 15.
Schlupfwespen 43.
Schmetterlinge, helophil 28; phytophil 34ff.; mit Flechtenfarbe 34; myzetophil, bryophil 34; Spezialanpassung 41; lebhaft gefärbt, Mimikry 45; in Häusern 46; Lebensdauer 49; Winterformen 49; Verbreitung in Mitteleuropa 87.
Schnabelkerfe s. Rhynchoten.
Schnabeltiere s. Monotremen.
Schnecken, titanophil 31; verpflanzt 51; Verschleppung der Eier 53f.
Schneefarbe nordischer Tiere 88f.
Schneidervogel, biocönotische Stellung 62.
Schutzfarben 7, 15, 27, 34, 88f.
Schwalben s. Hirundinidae.
Schweine 54, 73.
Schwimmkleintierfresser 64a, 70.
Scotinoecus 76.
Scythrops 61.
Seegräser, Bewohner 15.
Seeschlangen, Mimikry nach 15; nur indopazifisch 105.
Selektion, Unterschiede geringfügig 23; bei starker Konkurrenz 73; gesetzmäßige Wirkung 80; auch bei der Rassenzucht wirksam 88f.
Selektionslehre 23, 88f.
„selten" 2, 4, 9.
skiophil 27, 64.
skotophil 26.
Solenodontidae, Antillen 64a, 78, 100f., 103.
Sommertemperatur im Binnenlande höher 84.
Sonnenbelichtung 18, 27.
Sonorische Provinz 102, K. II; Übergangsregion 99.
Sorbus, Spezialbewohner 40.
Spechte, in Australien unvollkommen durch Papageien ersetzt 60, 62.
Spezialanpassung oder
Spezialisierung, gleich Artspaltung 89; bewirkt Formenreichtum der Tropen 65, 87; auf alten Inseln 78.
Spinnen, stenotop und eurytop 1f.; hydrophil 21; stenotherme Höhenformen 24f., anemophil 26; Photophilie 26; psammophil, Sandfarbe 27; helophil, Torfmoos, telmatophil 28; pelophil, lithophil, petrophil 29; halophil 30; titanophil 32; auf Flechten 34; im Moos 35; auf Nadelholz 36; Weiden 37; in Häusern, Ameisennestern 47; Lebensdauer 48; Winterformen 49; Verschleppung 53; Ausbreitung durch Wind 54; als Vogelnahrung 62; durch Ameisen ökologisch vertreten 64; Spezialformen Südamerikas 69; diskontinuierliches Vorkommen 76; auf antarktischen Inseln 77; Verbreitung der Arten 81ff.; Entwicklungszentren 91ff.
Spiraea, Spezialbewohner 40.
Springschwänze s. Collembolen.
Stämme, Sammeln an lebenden St. 7; abgestorbene St. 42.
Stammbäume, Eintragung in die Karte 93, K. I.
Stammformen, bisheriges Fehlen 94.
Statistik, Ausführung 4ff.; zur Grenzbestimmung der Tiergebiete 86, 96.
Steinbrüche als Biotop 29.
Steine als Biotop 29.
Steingrund im Meer 15.
stenochron 49.
stenohalin 14.
stenophot 26.
stenophyt 37.
stenotherm 25.
stenotitan 31.
stenotop 1.
stenozooid 44.
stereophil 14.
Stoffwechsel in der Natur 17.
St. Paul 79.
Streichrichtung des Bodens 29.
Streifsack 6.
Strepsiptera 43.
Stylopidae 43.

Digitized by Google

Subantarktik 100.
Subarktik 100.
Subregionen 98ff.
Südafrika, Relikte 76f.
Südafrikanische Provinz 102, K. II.
Südamerika, Fauna 67ff.
Südgeorgien, tierarm 79.
Südkontinenthypothese 74ff.
Süßwasserbiotope 18.
Süßwasserfauna, Gegensatz zur Meeresfauna 13.
Süßwassertiere, Verbreitung 53.
Sumatra als Ausbreitungsherd 90, 92.
Sumpfboden als Biotop 28.
Sundainseln, mit Festlandcharakter 70ff.
Sus 64a, 73.
Sylvia, biocönotische Stellung 61.
Syngnathus, seegrasförmig 15.
syrmatophag 10.

Tadorna, halophil 30.
Tageszeit 47.
Talitrus, psammophil 30.
Tanzfliege, hydrophil 20.
Tapir, diskontinuierlich verbreitet 64a, 71, 75, 93f.; als Relikt 76.
Tatacantha, diskontinuierlich verbreitet 90ff.
Tasmanien 75, 77.
Tauben, Fruchtfresser 59f.
Tauchenten 58.
telmatophil 28.
Temperatur, des Meerwassers 16; der Luft 23.
Tertiärablagerungen, Formenreichtum 65.
Thylacinus 75.
Tiefen des Meeres 14.
Tiergeographie, formale 95ff.
Tiger, eurytherm 23.
titanophil 31.
Tonboden im Süßwasser 19; auf dem Lande 28.
Torfmoos 28.
Trematoda 43.
Trichoglossus, Pollenfresser 61.
Trichoniscus, stenotop 20; Verbreitung 85, 87.
Trutzfarben 45.
Turnix s. Hühner.

Überwintern reifer Insekten 49; als Ei oder junges Tier 84.
Umwandlung der Arten in zweifacher Weise 93.
Urgestein nicht immer kalkarm 32.

Veilchen, Nahrung der Argynnis-Raupen 41.
Velellen, nur im atlantischen Ozean 105.
Verarmung der Tierwelt 80.
Verbreitungsgebiete 85.
Verbreitungsgrenzen 3, 50, 81ff.
vergleichende Biocönotik (3), 56ff.
Verschleppung als Ausbreitungsmittel 32, 52.
Vertikalnetz 5.
vikariierende Typen 59.
Viverridae auf Madagaskar 78.
Vögel, am Meere 30, 62; Zug 53, 79; auf dem Meere 58; stenotop 59; Holzbohrer als Nahrung 60; fleischige Früchte 60; Pollen als Nahrung, omnivor, Nahrungswechsel, Flugfänger, Insekten als Nahrung 61f., Spinnen 62; Körner, Wirbeltiere, Ameisen als Nahrung 63; im hohen Norden vielfach weiß 88.
Vogelspinnen diskontinuierlich verbreitet 76.

Wale, Anpassung im Bau 89.
Warnfarben 45.
Wasser als ökologischer Faktor 13, 20.
Wasserbewegung 15, 19; als Strömung 16, 19, 53.
Wasserpflanzen 15, 17, 19.
Wassertiere 13.
Wasservögel verschleppen Wassertiere 53.
Webervögel, Nahrung 63.
Wechsel der Nahrung 61.
Weiden, Spezialbewohner 37.
Weinbergschnecke, verpflanzt 51.
wellenartige Ausbreitung 92.
Westafrikanische Provinz 102, K. II.
Wetter als ökologischer Faktor 49f.
Wind, ökologische Bedeutung 25; als Ausbreitungsmittel 53.
Wintertemperatur, Binnenland und Küste 84.
Wintertiere 48f.
Wolfspinnen s. Lycosiden.
Wüsten, mit xerophilen Tieren 22; als Ausbreitungsschranke 52.

xerophil 22.
Xysticus als Wanderer 26.

Zählmethode 10.
Zaunkönig s. Anorthura.
Zebrina, titanophil 31.
Zilla, Verbreitung 24.
Zonen, tiergeographische 95, 99.
Zoophilie 42ff.
Zootope 65.
zosterophil 15.
Zosterops, biocönotische Stellung 61.
Zuchtwahl der Züchter und der Natur 88.
Zug der Vögel als Ausbreitungsmittel 53, 79.
Zweiflügler, halophil 30, myzetophil 34; bryophil 35; auf Gräsern 35; Weiden, Pappeln 37; Eichen, Buchen 38; Haseln, Rosen usw. 39; parasitisch 43; blutsaugend 44; nekrophag 45; koprophag 46; in Häusern 47; Wintertiere 49.
zweijährige Lebensdauer 49.

Digitized by Google

Weitere Schriften von

Prof. Dr. Friedrich Dahl

Kurze Anleitung zum wissenschaftlichen Sammeln und zum Konservieren von Tieren.

Dritte verbesserte und vermehrte Auflage. Mit 274 Abbildungen im Text. (IX, 147 S. gr. 8°.) 1914. Mk 12.—, geb. Mk 19.50

Inhalt. Kurzer geschichtlicher Überblick über die Fortschritte im Sammeln. — 1. Orte, an denen zu sammeln ist und die geeignete Zeit zum Sammeln. Arten der Gewässer. Geländearten. Die Phytobiocönose. Die Zoobiocönose. Die Allobiocönose. — 2. Die Geräte zum Erbeuten der Tiere und die Art der Anwendung derselben. — 3. Das Präparieren, Konservieren und Verpacken der Tiere. — 4. Kurze Übersicht des Tierreichs für Sammler. Die Wirbeltiere (Säugetiere, Vögel, Kriechtiere, Lurche, Fische); die Manteltiere; die Weichtiere; die Gliederfüßler; die Würmer, die Stachelhäuter; die Pflanzen- oder Hohltiere; die Urtiere (Protozoa). — 5. Die Anlage einer wissenschaftlichen Dauersammlung. Die Forschsammlung; die Unterrichtssammlung; die Schausammlung. — Register.

Das Buch legt im Gegensatz zu allen anderen Büchern ähnlichen Inhalts besonderen Wert darauf, den Sammler auf die verschiedenen Lebensbedingungen aufmerksam zu machen, unter denen nach den bisherigen Erfahrungen Tiere verschiedener Art vorkommen, damit man in verhältnismäßig kurzer Zeit die Fauna einer Gegend annähernd erschöpfend sammeln kann. Ferner gibt das Buch — ebenfalls im Gegensatz zu anderen Büchern — dem Sammler, an der Hand zahlreicher Bilder, die Möglichkeit, sich über die Stellung eines jeden gefundenen Tieres im System in einer leichten und bequemen Weise zu unterrichten. Alle neueren Erfahrungen im Sammeln sind berücksichtigt. Im 1. Teil ist eine kurze Zusammenstellung der allerwichtigsten Fänge ergänzt worden, für den, der in allerkürzester Zeit möglichst viele Arten erbeuten möchte. Im 2. Teil ist der sehr formenreiche Kreis der Gliederfüßler, der Übersichtlichkeit wegen klassenweise behandelt. Außerdem ist dem Sammler ein leicht zu verwendender Schlüssel gegeben.

Die Asseln oder Isopoden Deutschlands.

Mit 107 Abbild. im Text. VI, 90 S. gr. 8°. 1916. Mk 8.40

Inhaltsübersicht: Einleitung. — Übersicht der Gattungen. — Die in Deutschland und in den deutschen Meeresteilen gefundenen Arten. — Über die geographische Verbreitung der Asseln in Deutschland und die Art ihres Vorkommens. Übersicht der deutschen Asseln nach der Art ihres Vorkommens. — Die wichtigste Literatur über die Asseln Deutschlands. — Namenregister.

Das kleine Buch macht es sich zur Aufgabe, an der Hand sorgfältig ausgearbeiteter Bestimmungsschlüssel und bildlicher Darstellungen der charakteristischen Teile von allen bisher in Deutschland gefundenen Land-, Süßwasser- und Meeresasseln auch dem Anfänger die Möglichkeit zu geben, ohne weitere Literatur die Tiere leicht und sicher bestimmen zu können. Die Merkmale sind so gewählt, daß auch unreife Tiere, die dem Sammler gewöhnlich zuerst in die Hände fallen, bestimmt werden können. Jeder Art ist eine Synonymie beigegeben, so daß man, auch wenn man mit der absoluten Priorität, die der Verf. anwendet, nicht einverstanden ist, geeignet erscheinende Namen auswählen kann.

Die Schrift zeigt im allgemeinen Teil, daß wir noch weit davon entfernt sind, über die Ökologie und geographische Verbreitung dieser auffallenden Tiere in Deutschland vollkommen unterrichtet zu sein und gibt deshalb jedem Lehrer und Freund zoologischer Forschung ein Mittel an die Hand, in seiner Gegend an der Feststellung genannter geographischer Verbreitungsgrenzen mitzuwirken.

Digitized by Google

Weitere Schriften von

Prof. Dr. Friedrich Dahl

Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere

unter besonderer Berücksichtigung der Lebensweise.

I. Teil: **Die Beziehungen des Körperbaues und der Farben zur Umgebung.** Mit 238 Abb. im Text. (VI, 113 S. gr. 8°.) 1913. Mk 11.25

Inhalt: I. **Das System der Spinnentiere.** Übersicht der Ordnungen. Übersicht der Unterordnungen und Familien. — II. **Deszendenzgedanke und Physiologie.** A. der Funktionswechsel als Folge eines Wechsels der Lebensweise. B. Entgegengesetzte Entwicklungsrichtungen. — III. **Die Beziehungen des Körperbaues, der Größe und der Farbe zur Umwelt.** A. Der Körperbau im allgemeinen: Die bilaterale Symmetrie. Die Körpergröße. Die äußere Gestalt des Stammteiles. Die Gliedmaßen. Die Lage der Geschlechtsöffnungen. Die Lage des Nervensystems. Die Literatur über den Arachnipenkörper im allgemeinen. — B. Engere Beziehungen des Baues und der Farbe zur Umgebung: Formanpassungen. Täuschende Ähnlichkeit. Trutzfarben und Trutzformen. Erkennungsmerkmale, Schmuck und Polymorphismus. Das Zustandekommen der Farben und der Farbenwechsel. Literatur über die engeren Beziehungen des Baues und der Farbe zur Umgebung.

Das Buch geht zum erstenmal von der außerordentlich wechselnden bei nahe verwandten Arten oft völlig verschiedenen Lebensweise der Tiere aus, mit anderen Worten, befolgt die biozentrische Methode bis ins einzelne. Von zwei weiteren, nachfolgenden Teilen des Buches wird der nächste die Physiologie der Bewegung und der Nerventätigkeit, der dann folgende dritte Teil die Physiologie des Stoffwechsels und der Fortpflanzung enthalten.

Wie der vorliegende erste Teil besonders auf sogen. ökologischen Tatsachen basiert, so wird der zweite die Ethnologie oder die Lehre von den Lebensgewohnheiten der Tiere zur Grundlage haben. Der letzte Teil wird das enthalten, was man sonst in erster Linie als Physiologie bezeichnet hat. — Der gegenwärtige erste Teil sucht den Bau der Spinnentiere, soweit diese als Ganzes mit ihrer Umgebung in Beziehung stehen, physiologisch zu erklären.

Der sozialdemokratische Staat im Lichte der Darwin-Weismannschen Lehre.

Mit 6 Abb. im Text. (42 S. gr. 8°.) 1920. Mk 3.—

Kölnische Zeitung, 2. X. 1920:

... Dahl verfolgt das Ziel, nachzuweisen, daß eine Anzahl grundlegender Anschauungen der Sozialdemokratie den ewig gültigen Gesetzen der Entwicklungslehre, wie wir sie in der gesamten belebten Natur beobachten, stracks zuwiderläuft.... Auch wer nicht mit allen Ausführungen Dahls übereinstimmt, wird den berechtigten Kern der meisten seiner naturwissenschaftlichen Beweisgründe anerkennen müssen....

Die Redeschlacht in Berlin über die Tragweite der Abstammungslehre.

Eine kritische Besprechung mit erklärenden Anmerkungen. (16 S. 8°.) 1908. Mk 1.50

Araneae, Acarina und Tardigrada.

Bearbeitet von Prof. Dr. **Friedr. Dahl**, Berlin, **F. Koenike**, Bremen, Prof. Dr. **A. Brauer**, Berlin. Mit 280 Abb. im Text. (Süßwasser-Fauna Deutschlands. Hrsg. von Prof. Dr. Brauer-Berlin. Heft 12. (IV, 191 S. Taschenformat.) 1909. Mk 12.—, geb. Mk 15.60

Digitized by Google

Die geographische Verbreitung der Schmetterlinge.

Von Dr. **Arnold Pagenstecher.** Mit 2 Karten. (X, 452 S. gr. 8°.) 1909. Mk 33.—

Aus der Natur, 1909, Heft 13:

Dieses Buch, das wir der Arbeitskraft eines unserer bedeutendsten Schmetterlingskenner verdanken, bietet auch dem Zoologen, der nicht speziell Lepidopterologe ist, eine reiche Anregung.... Der Autor hat in diesem Werke eine ungeheure Menge von Einzeltatsachen zum ersten Male zusammengetragen und damit eine Basis geschaffen, auf welcher alle künftigen Fortschritte, welche die Wissenschaft bezüglich der Lepidopterenverteilung zutage fördern wird, weiterbauen müssen. Das Werk gehört daher zu dem unentbehrlichen Rüstzeug jedes Schmetterlingskenners, soweit er auf Wissenschaftlichkeit Anspruch haben will.

Die Tierwelt Schlesiens.

Von Dr. **Ferdinand Pax,** a. o. Professor der Zoologie an der Universität Breslau. Mit 110 Abbild. im Text und 9 Karten. (VIII, 342 S. gr. 8°.) 1921. Mk 48.—, geb. Mk 58.—

Das Buch will keine Fauna sein, sondern liefert auf geschichtlicher, geographischer und geologischer Grundlage eine Schilderung der Tierwelt der Provinz. Gerade Schlesien an der Grenzscheide zwischen Osten und Westen gelegen, bietet in der Zusammensetzung seiner Fauna ein so vielseitiges Interesse, so daß das Buch nicht nur für die Provinz, sondern auch für weite Kreise Bedeutung erlangt. Nicht nur der Zoologe vom Fach, sondern auch der gebildete Laie wird in ihm reichste Anregung finden.

Die Geradflügler Deutschlands und ihre Verbreitung.

Systematisches und synonymisches Verzeichnis der im Gebiete des Deutschen Reiches bisher aufgefundenen Orthopteren-Arten (Dermaptera, Oothecaria, Saltatoria.) Von Dr. **Friedrich Zacher,** ständigem Mitarbeiter an der Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem. Mit einer Verbreitungskarte. (VII, 287 S. gr. 8°.) 1917. Mk 30.—

Obwohl das Studium der Insekten in Deutschland seit Jahrhunderten mit Eifer betrieben worden ist, gab es doch merkwürdigerweise bisher noch kein Verzeichnis der in Deutschland vorkommenden Geradflüglerarten. Diese Lücke in unserer wissenschaftlichen Literatur füllt das vorliegende Werk um so eher durch die gewissenhafte Anführung aller Synonyma aus. Die Einteilung bringt allgemein interessierende Fragen (Artbegriff usw.) zur Erörterung, faßt die geographischen Ergebnisse der Bearbeitung der deutschen Geradflüglerfauna übersichtlich zusammen und würdigt die Beziehungen dieser Tiere zu den Pflanzengesellschaften und zur menschlichen Wirtschaft einer eingehenden Besprechung.

Das Werk, das auf langjährigen eigenen Studien fußt, wird den systematisch und tiergeographisch arbeitenden Zoologen, aber auch allen Vererbungstheoretikern, Biologen und Ökologen willkommen sein. Unentbehrlich ist sein Besitz für alle Sammler von Orthopteren, alle Zoologischen Museen und Institute, alle landwirtschaftlichen, forstlichen und gärtnerischen Lehranstalten, Versuchsanstalten und Pflanzenschutzstationen.

Zoologisches Wörterbuch.

Erklärung der zoologischen Fachausdrücke zum Gebrauch beim Studium zoologischer, anatomischer, entwicklungsgeschichtlicher und naturphilosophischer Werke, verfaßt von Prof. Dr. **E. Bresslau** in Straßburg i. E. und Prof. Dr. **H. E. Ziegler** in Stuttgart, unter Mitwirkung von Prof. E. Eichler in Stuttgart, Prof. Dr. E. Fraas in Stuttgart, Prof. Dr. K. Lampert in Stuttgart, Dr. Heinrich Schmidt in Jena und Dr. J. Wilhelmi in Berlin, revidiert und herausgegeben von Prof. Dr. **H. E. Ziegler** in Stuttgart. Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 595 Abb. im Text. (XXI, 737 S. gr. 8°.) 1912. Mk 36.—, geb. Mk 50.—

Die zweite Auflage enthält über 5500 Artikel.

Aus der Heimat 1908, Heft 5:

Wer sich eingehender mit zoologischen Studien abgeben, ja, wer auch nur eines der vielen naturphilosophischen Werke der Neuzeit mit Nutzen lesen will, braucht ein solches Wörterbuch unbedingt.

Digitized by Google

Digitized by Google

THIS BOOK IS DUE ON THE LAST DATE STAMPED BELOW

AN INITIAL FINE OF 25 CENTS WILL BE ASSESSED FOR FAILURE TO RETURN THIS BOOK ON THE DATE DUE. THE PENALTY WILL INCREASE TO 50 CENTS ON THE FOURTH DAY AND TO $1.00 ON THE SEVENTH DAY OVERDUE.

DEC 17 1932
DEC 7 1933
JUN 26 1935
SEP [illegible] 1935
[illegible] 1935
OCT 2 1935
OCT 16 1935
[illegible] 1935
NOV 13 1935
NOV 27 1935
OCT [illegible] 1937
DEC 8 1937
APR 23 1940

INTERLIBRARY LOAN
FEB 6 1990
UNIV. OF CALIF., BERK.

LD 21-50m-8,'32

Digitized by Google

515211
QL 751
D3
V.1
BIOLOGY
LIBRARY
G
UNIVERSITY OF CALIFORNIA LIBRARY

Digitized by Google